



This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

- + *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
- + *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
- + *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
- + *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at <http://books.google.com/>

Karolinska Institutets
Bibliotek
STOCKHOLM

*Pidke.
Ratzius*



THE LIBRARY
OF
THE UNIVERSITY
OF CALIFORNIA
DAVIS

~~DUPLETT AVSÖNDRAD~~
~~FRÅN~~
~~KAROL. INST. S. BIBL.~~

ANATOMISCHE HEFTE.

REFERATE UND BEITRÄGE

ZUR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE

UNTER MITWIRKUNG VON FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

FR. MERKEL

UND

R. BONNET

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN,

O. Ö. PROF. DER ANATOMIE IN GREIFSWALT

ZWEITE ABTEILUNG.

ERGEBNISSE DER ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

XI. BAND: 1901.

WIESBADEN.

VERLAG VON J. F. BERGMANN.

1902.

ERGEBNISSE

DER

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON

K. VON BARDELEBEN, JENA; D. BARFURTH, ROSTOCK; J. DISSE, MARBURG; H. DRIESCH, HEIDELBERG; M. HOLL, GRAZ; E. HOLMGREN, STOCKHOLM; J. B. JOHNSTON, WEST-VIRGINIA; E. KALLIUS, GÖTTINGEN; W. LUBOSCH, JENA; FR. MEVES, KIEL; M. NUSSBAUM, BONN; A. OPPEL, STUTTGART; J. SOBOTTA, WÜRZBURG; L. STIEDA, KÖNIGSBERG I. PR.; K. TELLYESNICZKY, BUDAPEST.

HERAUSGEGEBEN VON

FR. MERKEL

UND

R. BONNET

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN.

O. Ö. PROF. DER ANATOMIE IN GREIFSWALD.

XI. BAND: 1901.

MIT 86 TEXTABBILDUNGEN.

WIESBADEN.

VERLAG VON J. F. BERGMANN.

1902.

Nachdruck verboten.
Übersetzungen, auch ins Ungarische, vorbehalten.

Druck der kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürts, Würzburg.

Inhalts-Verzeichnis.

I. Teil. Anatomie:

	pag.
I. Fixation im Lichte neuerer Forschungen. Von K. Tellyes-	
niczky, Budapest	3
Litteratur	5
II. Muskeln und Muskelmechanik. (1900 und 1901.) Von Karl von	
Bardeleben, Jena	36
Litteratur	36
A. Morphologie der Muskeln	42
I. Muskeln des Stammes	42
a) Kopf und Hals	42
b) Rumpf	49
Anhang: Sternalis	67
II. Muskeln der Extremitäten	69
a) Obere Extremität	69
b) Untere Extremität	72
B. Muskel-Mechanik	78
III. Verdauungs-Apparat. Von Albert Oppel, Stuttgart	85
Litteratur	85
Zunge	95
Phylogenie der Wirbeltierzunge	95
Spezielle Angaben über die Wirbeltierzunge	106
Bauchspeicheldrüse	123
Petromyzonten	124
Amphibien	130
Reptilien	133
Vögel	137
Säugetiere und Mensch	138
Bau und Thätigkeit der Pankreaszelle	140
Intertubuläre Zellhaufen	148
Leber	164

	pag.
Form, Gewicht, Pigment, elastische Fasern, Blutgefäße, Lymphgefäße und Nerven der Leber	165
Die Leberzelle	173
Gallenblase, Gallengänge, Vasa aberrantia	186
IV. Atmungs-Apparat. Von Albert Oppel, Stuttgart	191
Litteratur	191
Phylogenie der Atmungsorgane der Wirbeltiere	194
(Kehlkopfknorpel und Lunge)	194
Atmungsapparat der niederen Wirbeltiere	200
Kiemen der Fische	200
Bau der Fischkiemen	200
Atmungsapparat der Amphibien	209
Nervenendigungen in der Lunge niederer Wirbeltiere	212
Pleura der Vögel	213
Atmungsapparat der Säugetiere und des Menschen	213
Kehlkopf	215
Drüsen der Atmungswege	222
Elastisches Gewebe des Atmungsapparates	224
Lunge	225
V. Nerv und Muskel. Von M. Nussbaum, Bonn	228
VI. Neue Beiträge zur Morphologie der Zelle. Von Emil Holmgren, Stockholm	274
Litteratur	274
Vorbemerkungen	277
A. Der Golgische „Apparato reticolare interno“	278
1. Nervenzellen	278
2. Drüsenzellen von Pankreas, Parotis, Thyroidea und Epithelzellen des Nebenhodens und der Follikel des Eierstocks	285
3. Knorpelzellen	286
4. Muskelzellen	286
B. Die sog. Holmgrenschen „Saftkanälchen“ und „Tropho- spongien“	287
1. Nervenzellen	287
2. Drüsenzellen von Pankreas	310
3. Darmepithelzellen	311
4. Epithelzellen des Nebenhodens	312
5. Leberzellen	314
6. Epithelzellen der Nebenniere	319
7. Riesenzellen des Knochenmarkes und Deciduaellen	320
8. Ovocyten	323
Haben die bisherigen Erfahrungen über die Golgi-Netze und die Holmgrenschen „Saftkanälchen“ und „Trophospongien“ einige Anhaltspunkte für die Auffassung liefern können, dass diese Bildungen in je einiger Weise zusammen- gehören?	323
Die in Frage gesetzte Ähnlichkeit der Golgischen Netze (und der „Saftkanälchen“) mit binnenzelligen Sekretkapillaren	328
Schlussbemerkungen	328

	pag.
VII. Sehorgan. Von E. Kallius, Göttingen. Mit 4 Abbildungen im Text	330
Litteratur	330
I. Augenmuskeln und Nerven	337
a) Entwicklung	339
b) Vergleichende Anatomie	343
c) Varietäten	350
d) Nervus trochlearis und Musculus obliquus superior	352
e) Wurzeln und Kerne der Augenmuskelnerven	357
f) Hinteres Längsbündel	361
g) Beziehung zur Hirnrinde	364
h) Pupillarfasern und Centrum der Pupillenreflexe	371
i) Ciliarganglion und Sympathicus	373
k) Ciliarnerven (Regeneration)	376
II. Augenlider	376
a) Lymphgefäße	377
b) Entwicklung der Lider	378
c) Anthropologie der Lidspalte	381
d) Bewegungen der Lider	382
III. Drüsen	384
a) Membrana nictitans	384
b) Hardersche Drüse. Bau und Entwicklung	386
c) Andere Orbitaldrüsen	390
d) Thränendrüse. Fettgehalt	392
e) Sekretorische Veränderung der Zellen	393
f) Topographie der Thränen- und Augenliddrüsen	398
g) Innervierung der Thränendrüse	400
h) Thränen ableitende Wege	401
i) Caruncula lacrimalis	401
k) Thränennasengang	402
l) Thränenbein	403
VIII. Riechschleimhaut und Riechnerv bei den Wirbeltieren. Von J. Disse Marburg. Mit 1 Abbildung im Text	407
II. Untersuchung der Riechschleimhaut unter Anwendung der Methoden von Ehrlich und von Golgi; Jacobsonsches Organ; Riechnerv	407
Litteratur	407
Das Jacobsonsche Organ	417
Der Riechnerv	425
IX. Struktur und Histogenese der Spermien. Von Fr. Meves, Kiel. Mit 21 Abbildungen im Text	437
Litteratur	437
A. Zusammenfassende Darstellungen	441
B. Wirbeltiere	443
I. Struktur der Spermien	443
1. Fische	443
2. Amphibien	443
a) Urodelen	443
b) Anuren	446
3. Sauropsiden	451
4. Säugetiere	451
5. Atypische Spermien	455

	pag.
II. Histogenese der Spermien	457
1. Einleitung	457
2. Fische	459
3. Amphibien	463
a) Urodelen	463
b) Anuren	472
4. Sauropsiden	475
5. Säugetiere	477
6. Über Richtungsreize in der Spermiogenese	496
7. Über die Entstehung atypischer Spermatiden und Spermien	498
C. Wirbellose	500
1. Würmer	500
2. Crustaceen	500
3. Myriopoden	500
4. Insekten	503
5. Mollusken	508
X. Regeneration und Involution. 1901. Von Dietrich Barfurth, Rostock	517
Litteratur	517
A. Regeneration	524
I. Regenerationsähnliche Erscheinungen an Krystallen	524
II. Regeneration bei Pflanzen	525
III. Regeneration und verwandte Erscheinungen bei Tieren	526
a) Regeneration bei Protozoen	526
b) Regeneration von isolierten Blastomeren aus. Postgeneration	528
c) Regeneration und Transplantation von Körperteilen bei wirbellosen Metazoen	532
d) Regeneration von Körperteilen bei Wirbeltieren	552
e) Regeneration der Gewebe und verwandte Erscheinungen. Transplan- tation, Metaplasie, Entstehung der Geschwülste	552
IV. Zusammenfassende Besprechung	564
B. Involution	576
I. Involution von Zellen	576
II. Involutionen von Organen und Körperteilen bei Metazoen	578
XI. V. Bericht über die anatomische, histologische und embryo- logische Litteratur Russlands. (1900—1902.) Von L. Stieda, Königsberg i. Pr.	583
Litteratur	583
I. Geschichte der Anatomie. Biographisches	594
II. Anatomische Institute. Anatomische Technik	613
IIIa. Osteologie	615
IIIc. Splanchnologie	618
IV. Haut (Haare) Sinnesorgane	626
V. Nervensystem. Rückenmark. Nervenendigungen	651
VI. Allgemeine Histologie. Lehre von der Zelle	661
VII. Embryologie. Missbildungen	670
Anhang. Zoologisches	704
A. Allgemeines.	704

II. Teil. Entwicklungsgeschichte:

	pag.
I. Über die Eireifung der Metazoen insbesondere über die Rolle der Nucleolarsubstanz und die Erscheinungen der Dotterbildung. Von W. Lubosch, Jena. Mit 2 Abbildungen im Text . . .	709
Litteratur	709
Einleitung: Morphologische und biologische Bedeutung des Eireifungsprozesses. — Allgemeine Erörterung der bestehenden Kontroversen . .	713
I. Kapitel: Referat über die neueren Untersuchungen (1872—1902) . .	718
1. Cölenteraten	718
2. Echinodermen	179
3. Vermes	720
4. Crustaceen	729
5. Arachnoiden, Myriopoden, Insekten	734
6. Mollusken und Tunicaten	747
7. Vertebraten	750
a) Amphioxus und Cyklostomen	750
b) Selachier, Teleostier, Lepidosiren	752
c) Amphibien	755
d) Sauropsiden und Säugetiere	768
II. Kapitel: Übersicht über die beobachteten Thatsachen	768
III. Kapitel: Theoretisches über die Eireifung	772
II. Neue Antworten und neue Fragen der Entwicklungsphysiologie. Von H. Driesch, Heidelberg	784
Litteratur	784
I. Einleitung	797
1. Programm der Untersuchung	797
2. Zur rationellen Methodik	798
3. Lehrbücher, allgemeine Darstellungen	801
II. Das erste Problem der Entwicklungsphysiologie. Die prospektive Potenz der Blastomeren	803
III. Orientierung über die Einzelprobleme der Entwicklungsphysiologie	820
IV. Von der Verteilung der Potenzen im Keimganzen	824
1. Primäre Potenzen	824
2. Sekundäre Potenzen	829
3. Zur Charakteristik der verschiedenen Arten von Formbildungssystemen	837
V. Von den Mitteln der Formbildung	843
1. Von den äusseren Mitteln der Formbildung	846
2. Von den inneren Mitteln der Formbildung	864
3. Einiges über die Mittel sekundärer Regulationen	878
VI. Von den Ursachen der Formbildung	880
1. Gegebene strukturelle Ursachen	880
2. Richtungsreize	883
3. Formative Reize	886
4. Selbstdifferenzierung	904
5. Unbekanntes. — Autonomie	906
6. Über Reize, welche sekundäre Formregulationen hervorrufen . . .	912
7. Anhang: Umwandelnde Reize	919

	pag.
VII. Von der Spezifität ontogenetischer Effekte	922
A. Allgemeines	922
B. Spezielles	926
1. Die Konstanz der Grösse und Form von Zellen und höheren Einheiten	928
2. Über das entwicklungsfähige Keimesminimum	934
3. Von der Beendigung morphogener Elementarprozesse	937
VIII. Das Ganze der Ontogenese. Der Cyklus der Formbildung Vererbung	939
III. Über die Entstehung des Corpus luteum der Säugetiere. Von J. Sobotta, Würzburg	946
Litteratur	946
IV. Das Gehirn und die Cranialnerven der Anamnier. Von J. B. Johnston, West Virginia University, U. S. A. (Deutsche Übersetzung von Dr. Karl W. Genthe.) Mit 8 Figuren im Text	973
Litteratur	973
Die Funktionsglieder des Nervensystems	991
Das Nervensystem des Amphioxus	995
Cyclostomen, Fische und Amphibien	998
Körperregion	998
Übergang vom Körper zum Kopf	999
Region der typischen Hirnnerven	1005
A. Somatisch-sensibles Glied	1005
a) Allgemeines Hautunterglied	1005
b) Spezielles Hautunterglied	1013
B. Somatisch-motorisches Glied	1018
C. Splanchnisch-sensibles Glied	1030
D. Splanchnisch-motorisches Glied	1041
Das Cerebellum	1042
Allgemeine anatomische und physiologische Betrachtungen über das Hinterhirn	1051
Übersicht über das Hinterhirn	1053
Das Mittelhirn	1063
Übersicht über das Mittelhirn	1073
Das Zwischenhirn	1077
A. Der Epithalamus	1077
B. Der Thalamus	1079
C. Der Hypothalamus	1081
D. Die Bahnen des Zwischenhirns	1083
E. Übersicht über das Zwischenhirn	1085
Das Vorderhirn	1089
Der Bulbus olfactorius	1101
Übersicht über das Vorderhirn	1103
Schlussbemerkungen, besonders über Nomenklatur	1110

Nachtrag zum ersten Teil: Anatomie.

Die Muskeln im Beckenausgange des Menschen. Von M. Holl, Graz	1113
Litteratur	1113

pag.

Phylogenese und Ontogenese der Muskeln des kaudalen Abschnittes der Wirbelsäule (<i>M. coccygeus</i> , <i>ileococcygeus</i> und <i>pubococcygeus</i> [und <i>puborectalis</i>])	1120
Deskriptive und vergleichende Anatomie der Muskeln des kaudalen Abschnittes der Wirbelsäule	1124
1. <i>M. coccygeus</i> (N. A.) (richtiger: <i>M. spinoso-caudalis</i> Zuckerkandl)	1124
2. <i>M. levator ani</i> N. A. (<i>M. ileococcygeus</i> , <i>M. pubococcygeus</i> und <i>M. puborectalis</i>)	1127
Phylogenese und Ontogenese der vom Sphincter cloacae abstammenden Muskeln	1133
Deskriptive und vergleichende Anatomie der vom Sphincter cloacae abstammenden Muskeln	1139
Muskeln der Regio analis	1139
Muskeln der Regio urogenitalis	1142
1. <i>M. transversus perinei superficialis</i>	1142
2. <i>M. ischiobulbosus</i>	1146
3. <i>M. bulbocavernosus</i>	1147
4. <i>M. ischiocavernosus</i>	1153
5. Muskeln des Diaphragma urogenitale	1155
a) <i>M. transversus perinei profundus</i>	1155
b) <i>M. sphincter urethrae membranaceae</i>	1159
c) <i>M. ischiopubicus</i>	1163
Autorenregister	1174
Berichtigung	1188

Die Redaktion der „**Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte**“ richtet an die Herren Autoren die freundliche Bitte, einschlägige Arbeiten, insbesondere schwer zugängliche oder in weniger verbreiteten Organen erschienene, ihr zuzusenden, um eine Berücksichtigung derselben in den Referaten zu ermöglichen.

Fr. Merkel
anatom. Institut Göttingen

R. Bonnet
anatom. Institut Greifswald.

I. TEIL.

A N A T O M I E.

I.

Fixation im Lichte neuerer Forschungen.

Von

K. Tellyesniczky, Budapest.

Die Histologie ist, wenn sie den mikroskopischen Bau der Organe auf Grund „fixierter“ Präparate beschreibt, keine rein beschreibende Wissenschaft mehr; die Fixierungen, welche die Histologie notgedrungenweise anzuwenden gezwungen ist, bedeuten eigentlich ebensoviele experimentelle Eingriffe, welche sich nolens volens zwischen die lebendigen Verhältnisse und die Beschreibungen einschalten.

Nun ist aber die erste unerlässliche Bedingung einer jeden experimentellen Untersuchung die in jeder Hinsicht genaue Kenntnis der Untersuchungsmittel, ohne welche der Forscher sich überhaupt nicht auf das Gebiet der Untersuchung begibt. So ist es zu mindestens bei den naturwissenschaftlichen Untersuchungen. Hier kann auch die Histologie keine Ausnahme machen. Und dennoch wurde das „Fixieren“ eine lange Zeit hindurch nicht zum Gegenstande einer derartigen Forschung erhoben, welche dasselbe, als Untersuchungsmittel in die füglich unumgänglich notwendige, gehörige Beleuchtung gerückt hätte. So konnte dann natürlicherweise — in Ermangelung einer gehörigen Erkenntnis des Untersuchungsmittels selbst — die Reihe von Irrtümern und Verirrungen nicht ausbleiben.

Schon aus den einigen wenigen Untersuchungen, welche uns hinsichtlich der Beurteilung der „Fixation“ als Untersuchungsmittel zur Verfügung stehen, können bereits wichtige, die Histologie unmittelbar berührende Lehren gewonnen werden.

Unter den auf rein histologischer Grundlage stehenden Arbeiten bieten die verschiedenen Untersuchungen Flemmings die wertvollsten Daten, nämlich diejenigen Untersuchungen, welche in der Geschichte der Fixation eine neue Epoche eröffneten und als deren Ergebnis auch die Flemmingsche Flüssigkeit entstand. Das Verdienst barg aber schon im Keime eine Schattenseite in sich. Flemming steht nämlich, wenn auch auf präziser, so dennoch auf einseitiger, rein histologischer Grundlage und schuf damit seine Schule, in welcher aber, — wie dies ja ähnlicherweise so häufig geschieht, — nicht das Genie des Meisters, nicht seine hervorragende kritische Methode eine weitere Vervollkommnung fand, sondern seine Schwächen zu grossen Irrtümern heranwuchsen. Das Wesentliche geht verloren, während das unwesentliche in üppiger Weise gedeiht. Nicht die streng kritischen Untersuchungen nehmen an Zahl und Wert zu, sondern die „Flüssigkeiten“ tauchen in einer unendlichen Reihe auf.

Die Geschichte der Fixation bietet genügende Gründe dafür, je eher — je energischer an eine Klärung der verworrenen Verhältnisse zu schreiten; es ist dies aber auch mit Rücksicht auf die Zukunft der Fixation dringend geboten; handelt es sich doch um die allgemeinste histologische Methode, welche auch in Zukunft ihre Bedeutung und Wichtigkeit nicht verlieren kann.

Die Bedeutung der Fixation übertrifft selbst die der zweiten allgemeinsten histologischen Methode, des Färbens, da letzteres ja bloss ein der ersteren beigeordnetes Hilfsmittel darstellt, indem es nur eine leichtere Sichtbarkeit der bereits fixierten Teile bezweckt, ohne Veränderungen der Formen hervorzurufen. Ganz anders verhält es sich bei der Fixation, wo es sich um die Abtötung, Ausfällung oder Gerinnung der lebendigen Substanz handelt, wodurch verschiedene Eiweissverbindungen und — was für uns am wichtigsten — neue Formbildungen entstehen, bei deren Beurteilung wir nicht genug auf der Hut sein können.

Es sei zunächst gestattet, auf die Schwierigkeiten und Wirnisse hinzuweisen, welche die Entwirrung aus der Frage der Fixation so sehr erschweren. Die ersten Schwierigkeiten bieten schon die litterarischen Daten, da sie nicht bloss oft sich der Beurteilung entziehen, sondern auch den Kritiker der Gefahr aussetzen, trotz grösster Aufmerksamkeit und Umsicht irregeführt werden zu können. Das grössere Übel liegt eben nicht darin, dass als Kriterium der Präparate häufig nur die Bezeichnungen „schön“ und „nicht schön“ gelten, was sich natürlicherweise jeder weiteren Beurteilung seitens des Kritikers entzieht, sondern darin, dass die Untersucher selbst sehr oft Opfer von Täuschungen sind.

Denn diejenigen, die nicht unmittelbar die Frage der Fixation untersuchen, sondern nur nach den Impressionen der Laboratorienarbeiten sich äussern, können wohl oft das Richtige treffen, aber nichtsdestoweniger ebenso oft auch irren. Ebendeshalb will ich auch diese Zeilen mit der in dieser Richtung sich bewegende Litteratur nicht überladen, umsoweniger als dieselbe ohnehin in der neuerdings erschienenen Encyklopädie der mikroskopischen Technik zusammengestellt ist [pag. 385].

Diejenigen speziellen Untersuchungen, welche infolge ihrer kritischen Richtung zur näheren Beurteilung der Frage herangezogen werden können, sind der Reihenfolge ihres Erscheinens nach die folgenden:

Litteratur:

1. Kaiserling, C. und Germer, C., Über den Einfluss der gebräuchlichen Konservierungs- und Fixationsmethoden auf die Grössenverhältnisse tierischer Zellen. *Virchows Arch.* 1893. Bd. 133.
2. Fischer, A., Zur Kritik der Fixierungsmethode und der Granula. *Anat. Anz.* 1894. Bd. 9.
3. Derselbe, Neue Beiträge zur Kritik der Fixierungsmethoden. *Anat. Anz.* 1895. Bd. 10.
4. Burchardt, E., Bichromate und Zellkern. *La Cellule* 1897. T. XII.
5. Tellyesniczky, K., Über die Fixierungs- (Härtungs-)Flüssigkeiten. *Arch. f. mikr. Anat.* 1898. Bd. 52.
6. Wasielewsky, W., Über Fixierungsflüssigkeiten in der botanischen Mikrotechnik. *Zeitschr. f. wiss. Mikr.* 1899. Bd. 16.
7. Fischer, A., Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena 1899.
8. Derselbe, Über Protoplasmastruktur. *Arch. f. Entwicklungsm.* Bd. 13. 1901.
9. Tellyesniczky, K., Zur Kritik der Kernstrukturen. *Arch. f. mikr. Anat.* 1902. Bd. 60.
10. Derselbe, Fixation. Theorie und Allgemeines. *Encyklopädie d. mikr. Technik.* 1902.

Eine zweite beständige Quelle der Missverständnisse liegt in dem schwankenden, ganz illusorischen Begriffe des Fixierens. Das „Fixieren“ ist ja eigentlich nur ein Wort, welches sich in den 80er Jahren unbemerkterweise in die histologische Terminologie eingeschlichen hat, ohne dass irgend jemand objektiv bestimmt hätte, was eigentlich darunter zu verstehen sei. Denn dasjenige, womit dieser Begriff bis jetzt gemeinhin definiert wurde, ist ja eigentlich bloss die Umschreibung eines Zweckes, welchem Zwecke gemäss, wie man allgemein sagt, die Aufgabe der Fixation darin bestünde, die Zellen womöglichst in unverändertem, den lebendigen Verhältnissen ähnlichen Zustande zu erhalten. Nun kann aber mit einem Zwecke kein Begriff definiert werden, zumal mit einem solchen Zwecke, welcher selbst einen ganz unbestimmten Faktor darstellt. In der Technik der Histologie könnte das nichtssagende Wesen

dieses Begriffes noch ohne Schaden hingenommen werden, da damit nur eine Phase der technischen Kunstgriffe angedeutet wird, unsomehr Gefahren bietet aber das „illusorische“ der Fixation in einer anderen Richtung, wenn nämlich die Fixation, als ein bestimmter, selbstverständlicher Faktor zum Beweis der sogenannten Strukturen angeführt wird. Hier tritt dann die ganz unsichere Bedeutung des Begriffes, wie auch die schädlichen Folgen seiner Anwendung vollends zu Tage.

Theoretische Spekulationen über die Fixation sind auch in neuester Zeit erschienen, so z. B. Sjöbring, (Über das Formol, als Fixierungsflüssigkeit. Anat. Anz. B. XVII. 1900.), der ausführlich beschreibt, „welch äusserst delikate Aufgabe eine Fixierungsflüssigkeit zu erfüllen hat, wenn sie tadellos wirken soll.“

Sie dürfe weder die Zellbestandteile auflösen, noch Eiweisse koagulieren, müsse das Protoplasma morphologisch unberührt lassen u. s. w.

Die bisherige Geschichte der Histologie bietet genügende Beweise dafür, dass man mit derlei theoretischen *pia desideria* nicht an die Behandlung der Frage herantreten kann; die Natur der Frage erfordert eben eine umgekehrte Reihenfolge der Forschung, d. h. es müssen zunächst die Untersuchungsmittel und deren Wirkung gründlich erforscht werden, und nur erst nachher dürfen wir die Anforderungen, welche wir an sie stellen können, formulieren.

Nachdem das Forschen nach dem Wesen der Fixation solange im Hintergrunde gestanden hatte, dürfen wir uns nicht wundern, dass im Verlaufe der Zeiten die verschiedensten Reagentien unter den verschiedensten Gründen und Vorwänden auftauchten.

Die gegenwärtige Masse der Fixierungsmittel erscheint als ein Konglomerat, in dem vergebens nach irgend einem rationellen Zusammenhang gesucht wird. Es werden noch immer Reagentien unter dem Namen „Fixierungsmittel“ zusammengefasst, die miteinander weder in chemischer noch in histologischer Hinsicht etwas gemein haben, da ja unter ihnen fällende, nichtfällende, lösende, macerierende und indifferente Substanzen zusammengemengt sind; so ist z. B. das Lysol infolge seines ausgesprochen alkalischen Charakters notgedrungen ein lösendes Mittel, Kal. bichrom. und Osmiumsäure besitzen an und für sich keine fällenden Eigenschaften, Essigsäure fällt nur gewisse Eiweissarten, während sie die übrigen löst; der überwiegende Teil der Fixierer ist von energischer Fällungswirkung; alle diese Reagentien werden trotz ihrer heterogenen Eigenschaften heutzutage unter den Sammelnamen „Fixierer“ zusammengefasst, was den falschen Schein erwecken könnte, als ob sie miteinander in irgend welcher innigeren Beziehung stünden.

Der Umstand, dass an einzelnen isolierten Zellen oder einzelligen Lebewesen ausgeführte Reaktionen oft unter dem Titel „Fixation“ beschrieben werden und die auf diese Weise gewonnenen Ergebnisse vielfach auch auf Stück-Fixationen bezogen werden — wirkt ebenfalls einigermassen verwirrend, denn in Wirklichkeit darf beides nicht ohne weiteres miteinander vermengt werden, indem bei einer isolierten Zelle die Diffusionsverhältnisse kaum in Betracht kommen, hingegen bei der Stück-Fixation neben den chemischen Faktoren den zweiten wichtigsten Teil des ganzen Prozesses bilden.

Wir sehen also, dass die Beurteilung der Frage der Fixation mit ziemlich Schwierigkeiten verbunden ist, selbst dann, wenn wir von der Kritik der Strukturen absehen wollten, bei welcher die Schwierigkeiten allerdings ihren Höhepunkt erreichen.

Zunächst obliegt uns, diejenigen Umstände zu bestimmen, welche eine objektiv gut konstatierbare Konservierung der Masse, Substanz und Form der Zelle zur Folge haben. Es ist charakteristisch für die vergangene Zeit, dass die erste auf der einfachsten, am leichtesten beurteilbaren Grundlage, nämlich auf der genauen Messung der Volumenveränderungen beruhende Arbeit von Kaiserling und Germer (1) kaum beachtet wurde, obgleich sie als die erste exakte Untersuchung auf diesem Gebiete gelten kann. Die Autoren haben insbesondere die photographischen Bilder von Säugetier-Eiern wiederholt gemessen, und zwar immer erst in physiologischer Kochsalzlösung, und nachher in anderen Reagentien.

Ebenso untersuchten sie die Veränderungen der Blutkörperchen; die auf die Eier bezüglichen Angaben sind aber viel lehrreicher. Sie fanden die Durchmesser der Eier nach Kochen um 0,01 — 0,02 mm und nach Behandlung mit Korrosiv um 0,02 mm verkleinert. Die Schrumpfung ist auf Pikrinsäure und Alkohol so gross und unregelmässig, dass diese überhaupt nicht zum brauchen sind. Hingegen kommt Volumenzunahme zustande auf physiologische Kochsalzlösung (0,675 0,75 %) und — was wir vielleicht nicht erwartet hätten — auf die Flemmingsche Flüssigkeit und auch auf Osmiumsäure. Es seien nun hier die auf Kuheier bezüglichen sehr genauen Daten mit je einem Beispiel verzeichnet, welche ja bisher nicht beachtet wurden. Die Dauer der Einwirkung der Reagentien auf die Eizellen betrug durchschnittlich 15 Minuten.

Mittlerer Durchmesser in Liquor folliculi	0,1598 mm
„ „ „ NaCl Lösung	0,173 „

Mittlerer Durchmesser in Liquor Folliculi	0,1327 mm
„ „ „ NaCl Lösung	0,1425 „
„ „ schwach erhitzt	0,1311 „
„ „ intensiv erhitzt	0,1046 „
„ „ NaCl Lösung	0,1679 „
„ „ gesätt. Korrosiv nach Heidenhain	0,1556 „
„ „ NaCl Lösung	0,1714 „
„ „ Lugolscher Lösung	0,1364 „
„ „ NaCl Lösung	0,1752 „
„ „ Flemmingsche Lösung (schwache)	0,1819 „
„ „ NaCl Lösung	0,17125 „
„ „ Osmiumsäure-Lösung	0,172 „
„ „ NaCl Lösung	0,1446 „
„ „ Pikrinschwefelsäure-Lösung	0,1456 „

„Wird der Alkohol auf bereits vorher fixierte Objekte angewendet so findet zwar eine nicht viel geringere Schrumpfung statt, aber die Konturen bleiben viel besser erhalten“ schreiben die Autoren. Sie fanden nämlich z. B. bei einem Ei die vier Durchmesser:

in Flemmingscher Lösung: bei nachträglicher Behandlung mit	
	absol. Alkohol:
0,183 mm	0,1714 mm
0,1809 „	0,1664 „
0,1809 „	0,1622 „
0,183 „	0,1685 „

Wahrscheinlich wird aber bei der stärkeren Flemmingschen Lösung bei längerem Einwirken auch diese Schrumpfung nicht so bedeutend sein. (Die Verfasser benützten die schwache Lösung unter Einwirkung von ca. 15 Minuten.)

Die Autoren schenken ihr Vertrauen hauptsächlich der Osmiumsäure, nicht bloss deshalb, weil sie die geringste Volumenveränderung verursacht, sondern weil sie das Eiweiss nicht fällt und infolgedessen keine Kunststrukturen erzeugt. Die Arbeit bietet aber zugleich ein Beispiel dafür, dass auch die exaktesten Forschungsergebnisse Verwirrung anrichten können, wenn wir nicht genau darauf achten, von welchem Gesichtspunkte eigentlich die Forscher geleitet wurden. Man könnte nämlich aus diesen Untersuchungen mit Recht denken, dass nun die Osmiumsäure wirklich zum Fixationszwecke das beste sei. Ihre Ergebnisse dürfen aber erstens nicht direkt auf die Stückfixationen bezogen

werden, da bei diesen die Wirkung der Osmiumsäure durch die Diffusionsverhältnisse modifiziert wird und insbesondere auch die nachträgliche Alkoholbehandlung in Betracht gezogen werden muss.

Zweitens drängt sich eben hier die heikle Frage auf, ob die Osmiumsäure an Betracht dessen, dass sie die Eiweisse nicht fällt, überhaupt als Fixierer gelten könne, selbst dann, wenn die Zellsubstanz nach einer gewissen Zeit dennoch koagulieren sollte. Die histologische Erfahrung zeigt, dass es rationeller wäre, die Osmiumsäure für sich allein nicht als Fixierer zu betrachten, nicht nur, weil sie allein angewendet in der Tiefe nicht gehörig zur Geltung kommt, sondern auch, weil bei der nachträglichen Alkoholbehandlung eine Volumenabnahme anzunehmen ist, was eben die bekannte Verdichtung der ohnehin homogenen Zellenmasse hervorruft.

Leider haben Kaiserling und Germer eben bei der 1% Osmiumsäure die Wirkung der nachträglichen Alkoholbehandlung nicht besonders untersucht; indem sie aber selbst bei der fällenden Flemmingschen Flüssigkeit durch die nachträgliche Alkoholbehandlung eine Volumenabnahme konstatieren konnten, so ist dies umsomehr bei der nicht fällenden, reinen Osmiumsäure anzunehmen. In einer unlängst erschienenen Arbeit Fischers [Über Protoplasmastruktur. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Org. 1901. Bd. 13. pag. 20] finden wir eine Andeutung, wonach nach 1% Osmiumsäure die nachträgliche Alkoholhärtung „weder äusserlich noch innerlich“ das Bild verändere. Demgegenüber glaube ich nach den histologischen Erfahrungen, dass hier eine gewisse Volumenabnahme angenommen werden muss, was allerdings erst mit der genauen Methode Kaiserlings und Germers zu beweisen wäre.

Auf die Konservierung der Zellenmasse und des Volumens habe auch ich in meinen Untersuchungen (5) in erster Reihe Rücksicht genommen, indem ich von der Überzeugung ausging, dass dies das einfachste und sicherste Kriterium der guten Fixation sei, während die sog. Strukturen umsoweniger als Kriterium der guten Fixation gelten können, als auf der blossen Grundlage der Fixation die vitalen Strukturen überhaupt nicht erörtert werden können. Gleichwohl habe ich in meinen Arbeiten nicht verabsäumt, stets auch den Charakter der fixierten Bilder zu schildern, dessen Vergleichung mit den chemischen Ergebnissen in der That sehr lehrreiche Aufschlüsse gewährt.

Die wichtigsten Begegnungspunkte der histologischen und chemischen Faktoren werde ich schon jetzt andeuten, damit das wesentliche in dieser Beziehung in den späteren Ausführungen nicht verloren gehe. Die

Osmiumsäure, das Kal. bichrom. die Altmannsche und Müllersche Flüssigkeit beschreibe ich (5) in Beziehung auf ähnliche histologische Wirkungen; speziell Kal. bichrom. und Osmiumsäure hebe ich aus dem Kreise der übrigen Fixationsmittel durch die gemeinsame Benennung „Plasma-Konservierer“ scharf hervor, weise aber gleichzeitig auch darauf hin, dass sowohl die Müllersche, als die Altmannsche Flüssigkeit hinsichtlich ihrer Wirkung streng zu den ersteren gehören. Diese Reagentien bieten nämlich histologisch ganz andere Bilder, als alle übrigen Fixiermittel; die Zellen sind auffallend homogen und ihre Masse ist gut konserviert.

Dieselben Reagentien finden wir nun in Fischers Arbeit [7, pag. 8] von einem ganz anderen, nämlich vom chemischen Gesichtspunkte aus wieder vereinigt.

Fischer gruppirt nämlich die Fixiermittel folgendermassen:

I. Salpetersäure, Essigsäure und damit gesäuerter Alkohol: Nukleinsäure wird nicht oder nur durch starke Konzentration gefällt, Deuteroalbumose wird gar nicht, Serumalbumin sowohl aus alkalischen als sauren Lösungen gefällt.

II. Osmiumsäure, Kaliumbichromat, Altmanns Gemisch, Müllersche Lösung: Nukleinsäure wird gar nicht, Deuteroalbumose und Serumalbumin werden nur aus sauren, nicht aus alkalischen (oder neutralen) Lösungen gefällt. Die Niederschläge sind unlöslich.

III. 1. Alkohol, Aceton, Pikrinsäure, Pikrinschwefelsäure, 2. Gerbsäure (s. pag. 20), Chromsäure, Sublimat, Platinchlorid, Formaldehyd, Flemmings Gemisch, Hermanns Gemisch: Nukleinsäure, Deuteroalbumose und Serumalbumin werden bei jeder Reaktion gefällt.

Fischers II. Gruppe, in welche eben diese vier Fixiermittel eingereiht sind, beruht im wesentlichen darauf, dass diese Reagentien für sich ohne Säuren durchwegs keine Eiweissfälller sind. Nachdem nun diese Reagentien auf diese Weise auch vom chemischen Gesichtspunkte aus sich scharf von den übrigen absondern, so wird auch dadurch ihre histologische Sonderstellung und Zusammengehörigkeit eine weitere Berechtigung erfahren. Diese Gruppe glaube ich deshalb schon von den übrigen Fixierern hervorheben und absondern zu müssen, weil die grösste Verwirrung in der bisherigen Cytologie, in den sog. Strukturforschungen eben dadurch zustande kam, dass man die Fixierungsmittel als Argument für die Strukturen verwendete, ohne die zwischen den ersteren obwaltenden Unterschiede gebührend zu berücksichtigen.

In den bisherigen Forschungen gab sich das Bestreben kund, zum Beweise der Strukturen eine je grössere Anzahl von Fixierern anführen zu können, obgleich es doch klar ist, dass in dieser Hinsicht nicht die Zahl, sondern die Qualität der Reagentien entscheidet. In den Untersuchungen werden zumeist mehrere eiweissfällende Fixierer angeführt, welche für sich selbst, soviel ihrer auch sein mögen, keinen Beweis ergeben können; wohl aber genügen schon zwei Reagentien zur Erbringung eines gewissen Beweises, wenn das eine eiweissfällend, das andere aber nicht eiweissfällend ist.

All dieses, auf welches ich unten noch ausführlich zurückkommen werde, habe ich auch deshalb vorausgeschickt, um zu demonstrieren, wie notwendig es sei, in gleicher Weise die histologischen und chemischen Thatsachen zu berücksichtigen und miteinander in Übereinstimmung zu bringen, da ja die Geschichte der Histologie genügende Beispiele dafür bietet, wie dieselben nebeneinander schreiten konnten, ohne sozusagen voneinander Notiz zu nehmen.

Es wurden schon auch neuerdings Stimmen laut, dass in der Methode und Theorie der histologischen Fixation keine wesentliche Änderung von nöten sei. So sieht C. Benda [Arch. f. Phys. 1900. Verh. Berl. phys. Ges. 24. Nov. 1899] in den Untersuchungen Fischers keine besonders richtungsgebenden Momente, stellt sie aber charakteristischerweise als ebenso nützlich, wie die Untersuchungen Mischers, Kosels und Lilienfelds hin. Nützlich wird aber füglich alles erst dann, wenn es wirklich benützt wird. Nun weist eben das Beispiel Bendas darauf hin, dass die chemischen Faktoren bisher kaum berücksichtigt worden sind. So geht auch aus Lilienfelds Untersuchungen hervor, dass die Essigsäure, wie jetzt allgemein bekannt, auch in verdünntem Zustande die Nukleoproteiden fällt, was darauf hinweist, dass die im ruhenden Kerne durch die Wirkung verdünnter Essigsäure auftretenden Gebilde, als Fällungen der Nukleoproteiden zu betrachten sind und dennoch wird heutzutage, ohne Rücksicht auf die chemischen Verhältnisse, die Essigsäure als wichtigstes Argument für die Kernstrukturen angeführt. Dies mag wohl als Warnungsbeispiel dienen dafür, dass die einfache, prinzipielle Anerkennung der chemischen Faktoren, deren Bedeutung ohnehin nicht gelegnet werden kann, an sich die Lösung der Frage nicht fördern könne.

Allerdings ist die Vergleichung der besagten Faktoren mit vielen Schwierigkeiten verbunden, worauf auch die Worte von Apáthy [Die Mikrotechnik etc. II. 1901. pag. 8] über Fixation zielen: „dass man diese Methoden auf dem von Fischer vorgeschlagenen Wege nicht

richtig beurteilen kann.“ Die Schwierigkeiten sind aber nicht dadurch gegeben, dass die von Fischer eingeschlagene Richtung keine richtige wäre, sondern sind eben als die Schwierigkeiten des Anfanges zu nehmen. Es ist eben äusserst schwierig zu bestimmen, in welchem Masse und in welcher Richtung die chemischen und physikalischen Daten mit wahrhaftem Nutzen in die Histologie übernommen und angewendet werden können.

Charakteristisch ist in dieser Beziehung die Geschichte der Fischerschen Untersuchungen, welche gewissermassen der Fahrt Columbus gleicht, indem auch er, bloss von der Richtigkeit seines Weges überzeugt, einem gewissen Ziele zusteuert, ungeachtet dessen, dass es ihm eigentlich unbekannt ist.

Den Anstoss zu Fischers Untersuchungen gaben nämlich die Altmannschen Granula, in welchen Fischer mit Recht Kunstprodukte vermuten konnte, da ja letzteres in den Altmannschen Untersuchungen durch keinerlei Beweis, weder durch etwaige Kontrollversuche, noch durch die Betrachtung der lebenden Verhältnisse ausgeschlossen erscheint. — Gleichwohl gingen die Altmannschen Granula aus den Untersuchungen Fischers durchaus nicht als Kunstprodukte hervor; denn, während bei sämtlichen übrigen Fixierungsmitteln Fällungen und daher Kunstprodukte vorzusetzen sind, haben wir eben bei der Altmannschen Flüssigkeit (Kal. bichrom. — Osmiumsäure) keinen Grund, dies anzunehmen, da ja diese Reagentien für sich selbst keine Eiweissfälller sind. Dass dieselben, wie dies Fischer begründet, in Gegenwart von Säure ebenfalls Eiweiss fällen, ist für die Beurteilung der Altmannschen Granula als Kunstprodukte auch nicht beweisend, da wir ja eben dann einen Fehler begehen würden, wenn wir die Zellsubstanz für sauer hielten, in welchem Falle allerdings auch durch die Altmannsche Flüssigkeit Fällungen zustande kommen könnten. Noch weniger trifft die Annahme Fischers zu, dass die durch das Absterben der Zellen bedingte Säurebildung hinreiche, um der Altmannschen Flüssigkeit gelegentlich Fällungswirkung zu verleihen, da ja die postmortale Durchsäuerung bei weitem keine momentane ist, sondern langsam sich vollzieht, und die Fixierungsflüssigkeiten resp. ihre Bestandteile unbedingt auf die noch lebendigen Zellen wirken. Es kann also schon aus diesem Grunde bei der Altmannschen Flüssigkeit keine Fällungswirkung bezw. Granulabildung angenommen werden, um jetzt die Frage gar nicht zu berühren, ob überhaupt in den Zellen Peptone und Albumosen vorzusetzen seien, zumal in solcher Menge, dass dadurch eine Granulabildung zustande kommen könne.

Übrigens dürfte schon die Lebensthätigkeit der Zellen, zumal der Drüsenzellen an sich imstande sein, solche Granula zu erzeugen und könnten demnach zu mindestens in den Drüsenzellen die Altmann'schen Granula als vitale Bildungen erscheinen. Es bedarf bloss einer Voreingenommenheit und einseitiger Auffassung, um einerseits diese Granula als Grundlage der lebendigen Strukturen hinzustellen, andererseits aber die grosse Anzahl der übrigen Zellen, in welchen diese Granula durch keinerlei Verfahren entstehen, ausser Acht zu lassen. Um die Altmann'sche Theorie in voller Beleuchtung zu zeigen, sei nur noch kurz erwähnt, dass die von ihm im Kerne gefundenen Granula überhaupt keine Granula sind, sondern vakuolenartige, sich nicht färbende Gebilde. Mit all diesem will ich nur darauf hingewiesen haben, dass Fischers chemische und theoretische Auseinandersetzungen der Histologie keine unmittelbaren Aufschlüsse gewähren. Es ist also dringend geboten, die chemischen und physikalischen Faktoren in einer solchen Richtung zu erforschen, in welcher sie unmittelbar auf die histologischen Methoden angewendet werden können.

Zwei Reagentien, die chromsauren Salze und die Osmiumsäure, welche schon auch die Kritik der Kernstrukturen sehr gefördert haben (S. Arch. f. mik. Anat. 1902. Bd. 60. pag. 681), sind wohl in erster Reihe berufen, Klarheit in die Frage der Fixation zu bringen. Vergleicht man die histologische Bedeutung und Geschichte dieser Reagentien und ihrer essigsauren Kombinationen mit den Fällungsverhältnissen der Eiweisse, so erhält man mit einem Schlage Aufschlüsse auf viele bisherige Verirrungen.

Nehmen wir zunächst das auch der Zeit nach an der Spitze stehende Kal. bichrom. vor.

Wie kommt es, dass dieses Reagens für sich selbst oder, ohne wesentlichen Unterschied, in Verbindung mit Natr. sulf. angewendet, sich lange Zeit einer Berühmtheit erfreute, Jahrzehnte hindurch als das verlässlichste, allgemeinste Fixierungsmittel galt und dennoch zur Zeit von der allgemeinen histologischen Technik als zur Zellfixation ungeeignet völlig verworfen wird? Es ist eigentlich von niemandem der Nekrolog zu diesem alten, berühmten Reagens geschrieben; es ist aus der allgemeinen, histologischen Praxis verschwunden, ohne dass man sich die Gründe seines Entstehens und Vergehens näher klar gelegt hätte, obgleich man doch denken sollte, dass das Entstehen, die ruhmvolle Laufbahn und das stille Verschwinden einer derartigen Flüssigkeit sehr lehrreiche Aufschlüsse in sich bergen könne.

Denken wir uns einmal in die 40er Jahre zurück, als noch das Trocknen und Alkohol die vorherrschenden Hauptmittel waren. Man kann sich leicht vorstellen, dass Alkohol bei den meisten Organen den damaligen Ansprüchen vollauf Genüge leisten konnte. Wird doch Alkohol noch heutzutage in der täglichen Praxis angewendet. Für zwei Organe aber, nämlich für das Auge und das centrale Nervensystem bewährt sich Alkohol auf keinerlei Weise, was wohl schon den Alten leicht auffallen konnte. Das starke Schrumpfen des in Alkohol gelegten frischen, saftreichen Auges wirkt ja so abschreckend, dass es nicht wunder nehmen darf, wenn die Histologen das Kal. bichrom., welches das Auge gar nicht schrumpfend macht, mit leicht begreiflicher Begeisterung begrüßten. So entstand die berühmte Müllersche „Augenflüssigkeit“. Diese sog. „gute Fixation“ des Auges beruht auf nichts anderem, als darauf, dass das Kal. bichrom. als ein Reagens, welches weder Wasser entzieht, noch Eiweiss fällt, überhaupt keinen Grund zur Schrumpfung bieten kann. Das Kal. bichrom. konnte nun durch seine günstige makroskopische Wirkung wohl die Aufmerksamkeit auf sich lenken, nur steht eben die gute makroskopische Konservation in keinem direkten Zusammenhang mit der guten histologischen Fixation.

Der Nimbus dieser Flüssigkeit wurde in den Augen der Histologen noch gehoben durch die Konservation des centralen Nervensystems, bei welchem die universelle Alkoholbehandlung gleichfalls an der Auslösung des Myelins gescheitert war. Hier machte sich also ein spezieller Nebenumstand, die Konservation der Myelins geltend, wodurch das Kal. bichrom. auf den Höhepunkt seines Ansehens gelangte. Es kam indessen eben infolge dieses Ansehens eine ununterbrochene Kette der Missverständnisse zustande dadurch, dass nun das Kal. bichrom. in allgemeine, auf alles sich erstreckende Verwendung genommen wurde. So ist z. B. das Auftauchen der v. Ebnerschen Spermatoblasten ebenfalls den Kunstprodukten der Müllerschen Flüssigkeit zuzuschreiben.

In der Kal. bichrom. Technik entstanden auch die gesonderten Begriffe des Fixierens und Härtens, für welche neuerdings auch Sjöbring auf Grund der Formalinwirkung eintritt, welche letztere, wie wir sehen werden, mit der Kal. bichrom.-Wirkung viele gemeinsame Züge aufweist. Die Sonderstellung des „Härtens“ entsteht dadurch, dass Kal. bichrom. kein Eiweissfälliger ist, und infolgedessen begreiflicherweise die Organe weich lässt. Es ist wohl anzunehmen, dass die Eiweisse im Kal. bichrom. als in einem zur Lösung nicht eben geeigneten Mittel nach einer gewissen Zeit schliesslich koagulieren [z. B. beim centralen Nervensystem], ja es ist sogar möglich, dass diese Koagulation durch

Chromsäure-Verunreinigung gefördert werde; gleichwohl muss die wesentliche Thatsache festgehalten werden, dass das Kal. bichrom. für sich selbst keine unmittelbaren momentanen Fällungen hervorzurufen vermag. Deshalb bleiben die meisten Organe weich, und waren demzufolge die Histologen genötigt, in die Technik eine neue Phase — das Härten in Alkohol — einzuführen.

Dies klingt nun allerdings sehr natürlich und selbstverständlich, nur wiederholt sich eben auch hier die Frage, ob ein Reagens, welches die Eiweisse nicht fällt, die Organe eher lockert und schwellt, überhaupt als Fixierer gelten könne. Jedenfalls wird es richtiger sein, das reine Kal. bichrom. aus dem Kreise der Fixierungsmittel ganz auszuschalten, da es, wie schon lange bekannt, in vielen Kernen unmittelbar Kunstprodukte erzeugt. Als die „kernfeindlichen“ Eigenschaften des Kal. bichrom. mit der Zeit allgemein bekannt wurden, büsste es schliesslich auch seine allgemeine Verwendung ein und wurde durch die vielfach auftauchenden gut eiweissfällenden Fixierungsmittel ersetzt.

Die Ravitzsche Bezeichnung „kernfeindlich“ birgt natürlicherweise gleichfalls nur eine halbe Wahrheit in sich, da ja die sog. „guten Fixierer,“ die Eiweissfäller ebenfalls Kunstprodukte hervorrufen und zwar nicht nur im Plasma, sondern auch im Kerne selbst, sodass man füglich auch diese mit gleichem Rechte als kernfeindliche Mittel bezeichnen könnte. Nichtsdestoweniger trat die öffentliche Meinung für die eiweissfällenden Mittel ein, was in gewisser Hinsicht wieder eine gewisse Wahrheit zum Ausdruck bringt; denn die gut fällenden Fixierer haben zwar neue Strukturgestaltungen zur Folge, sind aber auch zweifellos am besten im stande, die ganze Form und die schon im Leben formierten Gebilde (wie die Chromosomen) in präzisester Weise zu konservieren, was z. B. das Kal. chrom. nicht vermag. (Dieser Unterschied gab den Anlass zu dem alten Streit zwischen Henle und Flemming über die Konservierung der Mitosen; wobei Henle für das Kal. bichrom. eintrat.)

In meiner Kritik der Kernstrukturen (9) weise ich nach, dass im Verhalten des Kal. bichrom. gegenüber dem Kerne es sich in der That um keine Eiweissfällungen handle, und dass sich eben daraus die eigentümliche Wirkung des Kal. bichrom., dessen Hauptcharakter in einer gewissen Homogenität liegt, erklären lasse. Das in vielen Kernen sichtbare, eigentümliche Kal. bichrom.-Netz ist ebenfalls eine Erscheinung, die nicht auf Eiweissfällungen zurückzuführen ist.

Vom histologischen Gesichtspunkte aus ist es überaus lehrreich, dass das Kal. bichrom.-Bild in Gegenwart von Essigsäure sich mit einem

Schlage verändert. Nimmt man nämlich bloss eine kleine Veränderung, die Ansäuerung des Kal. bichrom. vor, so verschwindet mit einem Schlage nicht nur die Homogenität der Plasmabilder, sondern es nimmt auch auf einmal die kernfeindliche Eigenschaft des Kal. bichrom. ein Ende, und es erscheinen vor unseren Augen die, der heutigen allgemeinen Auffassung entsprechenden, schönsten Zellbilder (9, pag. 692).

Die Verschiedenheit dieser beiden Bilder des nichtfällenden Kal. bichrom. und der Kal. bichrom.-Essigsäure ist histologisch so gross, dass deren Beurteilung wohl keinen Schwierigkeiten unterliegt, und weist auch schon dies genügend darauf hin, dass bei der Beurteilung der Strukturen auch die Fällungen zu berücksichtigen sind. Die Essigsäure vollzieht also in diesem Falle die Aufgabe der Ansäuerung, welche letztere hier die Bedingung der Eiweissfällung ist. Die Essigsäure hat aber bei der guten Fixation noch eine andere Aufgabe, die im Wege der Diffusion zur Geltung kommt; auf dieses kommen wir indessen noch unten zurück.

Zur Bedeutung und Wichtigkeit der Eiweissfällung bei der guten Fixation bieten auch die übrigen doppeltchromsauren Salze sehr lehrreiche Daten, und zwar umso mehr, als man a priori nicht eben annehmen würde, dass die bichromsauren Salze in ihren Wirkungen etwaige besondere Verschiedenheiten bieten könnten. So schreibt Fischer: „Andere Bichromate, wie das zuweilen benützte Ammonsalz habe ich nicht untersucht, weil andere Resultate nicht zu erwarten waren“ (7, pag. 16), und siehe! eben diese verschiedenartige Wirkung der bichromsauren Salze bietet den zweiten lehrreichen Beleg zur Beurteilung der Eiweissfällungen bei der Fixation.

Burckhardt (4), der sämtliche bichromsauren Salze einer vergleichenden histologischen Untersuchung unterzog, fand, dass sie nicht alle kernfeindliche Mittel sind, sondern zum Teile „gut“ konservieren. Auf Grund dessen teilt er die chromsauren Salze in zwei Reihen: in Kernzerstörer und in gute Kernfixierer. „Die eine Reihe umfasst die Salze, welche die Kernstruktur zerstören, die andere, welche sie erhalten.“ „Zu den ersteren, den kernzerstörenden gehören Kalium, Caesium, Rubidium, Natrium, Lithium — also alle Salze der Alkalimetalle — ferner Ammonium, Magnesium, Strontium und Zincum bichrom.“ In die zweite Reihe gehören Calcium-, Baryum-Cupr. bichrom.

Wenn diese Einteilung zutrifft, woran wir garnicht zweifeln, so kommt man schon auf Grund der obigen Auseinandersetzungen zu dem Schlusse, dass die Salze der gutfixierenden Gruppe, Ca.-Ba.-Cu. bichrom. im Gegensatze zur Kal. bichrom.-Gruppe, zugleich gute eiweissfällende

Eigenschaften besitzen müssen, wie es sich denn auch in der That verhält, indem die genannten drei Salze durchweg gute Eiweissfällungsmittel sind, wovon auch ihre Fähigkeit, die Kerne gut zu konservieren, beruht.

Auch hieraus sieht man, in welcher einfacher Weise die Berücksichtigung der Eiweissfällungen auch solche Fragen erklärt, welche selbst durch die mühsamsten histologischen Arbeiten nur schwer beurteilt werden konnten. Aus Burckhardt's Untersuchungen geht ebenfalls hervor, dass die Essigsäure diesen Salzen bei der Fixation sehr zum Vorteile gereicht. Es ist jedoch kaum anzunehmen, dass auch diejenigen Kombinationen dieser Salze, welche er in seiner Arbeit empfiehlt, von irgend welcher Bedeutung wären, denn es ist wohl nicht denkbar, dass die kombinierte Anwendung der verschiedenen Chromsalze ein anderes Ergebnis biete, als welches ein einzelnes Chromsalz immer in Gegenwart von Säure. Auch der Umstand, dass die Fällungsfähigkeit von Ca.-Cu.-Ba. bichrom. möglicherweise auf Gegenwart von ursprünglicher oder in der Lösung durch Dissociation entstandener Chromsäure beruht, ändert nichts an dem Wesen der Sache. Dass Burckhardt von der verschiedenen Intensität der Wirkung dieser Salze spricht, ist selbstverständlich, da ja auch die Eiweissfällungsfähigkeit dieser Salze von verschiedener Intensität ist. So ist sie am stärksten bei den erdigen Salzen, gleich Null bei alkalischen Salzen und zwischen diesen beiden können verschiedene Übergänge angenommen werden¹⁾.

Nach den lehrreichen Verhältnissen der Chromsalze, gehe ich nun zu der nicht minder interessanten Osmiumsäure über, auf deren nicht fallende Wirkung, wie wir gesehen haben, schon Kaiserling und Germer aufmerksam gemacht hatten, was aber, wie überhaupt die ganze Arbeit, keine gehörige Berücksichtigung fand. Wird nun die nichtfallende Osmiumsäure direkt auf die Zelle angewendet, so ruft sie keine strukturelle Veränderungen hervor, was nach Fischer auch die Alkalizität der Zellen beweist. Das Verhalten der Osmiumsäure weist in der That darauf hin, dass die Zellen im allgemeinen als alkalisch zu betrachten sind, da die Osmiumsäure in den meisten Zellen keine Fällung hervorruft. In Wirklichkeit macht sie die Zellen eher ein wenig quellend, wie dies aus den genauen Messungen Kaiserlings und Germers her-

¹⁾ Burckhardt's Arbeit ist in der „La Cellule“ im Jahre 1897 erschienen, meine Arbeit im Arch. f. m. Anat. wohl 1898, hatte sie aber bereits 1897 beendet und eingereicht, so dass ich damals auf Burckhardt's Ergebnisse noch nicht Bedacht nehmen konnte. Dass dieselben auch in Fischer's Arbeit 1899 nicht berücksichtigt erscheinen, dürfte wohl darin seinen Grund haben, dass wenigstens in der Zeitschr. f. w. Mikros. kein Referat darüber erschienen war.

vorgeht, und dürfte sie also eher lösend wirken, denn neue Formgestaltungen hervorrufen.

Neue Formgestaltungen, die derzeit so gesuchten Strukturen, treten aber auch hier mit einem Schlage auf, wenn man der Osmiumsäure etwas Essigsäure zusetzt. [Ausgenommen bei starker Osmiumwirkung die Peripherie der Stücke. Siehe unten.] An Stelle des homogenen Kernes und des Plasmas erscheinen auf einmal die beliebten strukturellen Bilder, was sich natürlich bloss dahin erklärt, dass die Osmiumsäure durch die Gegenwart von Essigsäure eiweissfällende Fähigkeit erlangt. Man sieht, dass sich hier ganz der Fall von Kal. bichrom. wiederholt. Der Parallelismus zwischen den beiden ist aber ein noch tiefer liegender. Zunächst wurde die reine Osmiumsäure, ganz so, wie Kal. bichrom. in der Fixationspraxis in den Hintergrund gedrängt. Ferner drängt sich hier ebenfalls die Frage auf, ob die Osmiumsäure, nachdem sie das Eiweiss nicht fällt, überhaupt als Fixierer gelten könne, obgleich auch hier ebenso, wie bei Kal. bichrom. vorauszusetzen ist, dass nach einer gewissen Zeit die Osmiumzelle koaguliert und schliesslich zur Gänze in einen festen Zustand gelangt, da ja, — wie es auch die Fixation der Chromosomen zeigt — das längere Verbleiben in nichtgefälltem Zustande der Zelle nicht zum Vorteile gereicht. Ausser der primären Quellung muss die sekundäre Schrumpfung bei der nachträglichen Alkoholbehandlung wohl umsomehr nachteilig auf die Zelle wirken. Sowohl Osmiumsäure, wie auch Kal. bichrom. tritt mit dem Eiweiss in eine auffallende Verbindung, was den Zellen eine gewisse Widerstandsfähigkeit und Festigkeit zu verleihen scheint.

In der jetzigen Zeit, wo doch ohnehin schwer ein Ausweg aus dem Labyrinth der Thatsachen zu finden ist, gereicht es einer Klärung der Verhältnisse nicht eben zum Vorteile, auf eine Weise zu theoretisieren, wie dies Fischer eben bei der Osmiumsäure thut. Er meint nämlich: „Die spezifische Wirkung der Osmiumsäure erfasst sicherlich das „Lebende“ am lebendigen Eiweiss;“ im Gegensatze hierzu charakterisiert er die Wirkung der eiweissfällenden Reagentien damit, dass sie „„das „Eiweiss“ im „lebenden“ Eiweiss trifft““ [8, pag. 20, 22]. Man mag nun die Sache wie immer nehmen, so erstreckt sich doch schliesslich die Wirkung in beiden Fällen auf die lebende Substanz; in beiden Fällen werden die Zellen momentan getötet, nur ist eben in dem einen die Tötung mit Fällung verbunden, in dem anderen aber nicht. Es ist kaum einzusehen, was für einen Vorteil eine so mystische Auffassung der Thatsachen bieten könne.

Dass der histologische Hauptcharakter der Osmiumbilder nicht eben die Folge einer spezifischen Wirkung der Osmiumsäure ist, beweist das Kal. bichrom., welches ja, wie wir gesehen haben, sehr ähnliche histologische Verhältnisse zeigt. Das Wesentliche liegt nicht so sehr in der Qualität der Eiweissverbindungen, als vielmehr darin, dass diese Verbindungen ohne Fällung zustande kommen. Daher kommt es, dass man bei anderen nicht eiweissfällenden Reagentien z. B. bei Natr. sulf. ähnliche Verhältnisse beschrieben hat, und ebenfalls hierauf muss nach allem auch die zuweilen homogenisierende und vakuolisierende Formalinwirkung zurückgeführt werden.

Leider sind die Angaben über das Formalin derzeit sehr verworren. Nach den Chemikern ist es kein Eiweissfällender, und dennoch finden wir es bei Fischer, in seiner III. Gruppe, also in der Gruppe der besten Eiweissfällender. Obwohl auch Fischer bemerkt, dass selbst 40% Formaldehyd nur mittlere Fällungskraft hat, ist es kaum verständlich, was der Grund dieser grossen Meinungsverschiedenheit sei. Nach Fischer wird z. B. das Serumalbumin auch durch 10% Formaldehyd präcis gefällt; und obzwar er Blum citiert, nach dessen Untersuchungen Albumine durch Formaldehyd nicht gefällt werden, so geht er dennoch darüber hinweg, ohne irgend einen Anstoss daran zu nehmen.

Beim Formalin wäre auch die Gegenwart von mehr oder weniger Ameisensäure in Betracht zu ziehen, da letztere die Wirkung des Formalins modifizieren könnte. Sicher ist, dass das Formalin an sich nicht als Fällender der Albumine dahingestellt werden darf. Anbetracht dessen, dass das Formaldehyd kein Eiweissfällender (bezw. von unsicherer Wirkung) ist, ferner anbetracht der histologischen Erfahrungen (es wirkt ebenfalls homogenisierend und vakuolisierend) ergibt sich interessanter Weise, dass das Formalin in histologischer Beziehung der Osmiumsäure und dem Kal. bichrom. anzureihen ist.

Die chemischen Untersuchungen Blums, wonach das Formalin mit den Albuminen in eine, von ihm „Protogen“ genannte Verbindung tritt, bieten der Histologie, selbst wenn dem thatsächlich so wäre, keine in irgend welcher Hinsicht verwertbaren Aufschlüsse.

Derzeit muss indessen die Einführung derartiger chemischer Untersuchungen, welche selbst in chemischer Hinsicht einer festen Grundlage entbehren, in die Histologie wohl nur als störend betrachtet werden.

In Cohnheims Buche¹⁾ ist zu lesen: „Durch Formalin denaturiertes Eiweiss nennt Blum Protogen und fasst es, freilich ohne Beweis, als

¹⁾ Cohnheim, Otto, Chemie der Eiweisskörper. 1900. pag. 9.

eine Methylenverbindung des Eiweisses auf.“ Dermalen sehen wir nicht ein, was für eine Bedeutung es für die Histologie haben könnte, wenn wir diese Eiweissverbindungen in chemischer Hinsicht wirklich genau kennen würden. Soviel steht ja fest, dass die Eiweisse nicht nur in Formalin, sondern überhaupt auch mit Säuren und Salzen in Verbindung treten, bezw. einen gewissen Teil derselben binden. Auf letzteres dürfte auch der Zustand zurückzuführen sein, dass nach Fixationen mit farbigen Reagentien von den Organen die einmal angenommene Farbe oft unauswaschbar festgehalten wird, Beweis dessen, dass ein Teil des Fixierers festgebunden wird.

Während schon die Besprechung der nicht fällenden Reagentien in vielen Hinsichten wohl sehr lehrreiche Ergebnisse bot, interessieren den Histologen in Bezug auf die alltägliche Fixation in erster Reihe die gut fällenden Fixierer, da ja eben unter diesen sich die berühmtesten Fixierer befinden. Fischer fasst zwar alle guten Eiweissfällungen in eine Gruppe zusammen (siehe oben), was aber sicherlich nicht den Ansprüchen der Histologie entspricht, da ja die histologischen Bilder der in diese eine Gruppe gefassten Reagentien trotz der ihnen gemeinsamen guten eiweissfällenden Eigenschaft bedeutend voneinander abweichen. So kann z. B. das Formaldehyd der Flemmingschen Flüssigkeit, mit welcher es übrigens, wie wir gesehen haben, nicht einmal in Hinsicht der Eiweissfällungen in eine Gruppe gehört, histologisch überhaupt nicht zugesellt werden, ebensowenig, wie das Sublimat der Hermannschen Flüssigkeit, da sie histologisch wesentlich verschiedene Ergebnisse bieten. Fischer teilt übrigens die Gruppe der guten Fällungen weiter in zwei Untergruppen, und zwar von dem Gesichtspunkte aus, dass gewisse Eiweisse (Nucleinsäure, Albumose) auch nach der Gerinnung nicht ihre Löslichkeit einbüßen [siehe oben III. 1.]; mit Rücksicht hierauf liesse sich in der That annehmen, dass bei der Nachbehandlung, z. B. mit Wasser, gewisse Eiweisse ausgelöst werden können. Die histologische Erfahrung spricht indessen derzeit nicht dafür, dass die Nachbehandlung mit irgend einer auffälligen Veränderung einhergehe, und alle Zeichen weisen eher darauf hin, dass durch die Nachbehandlung weder Eiweissverlust, noch neue Formgestaltungen zustande kommen.

Diese zwei Untergruppen Fischers sind einstweilen von theoretischer Bedeutung und beweisen keineswegs, dass man in der Praxis thatsächlich Auslösungen zu gewärtigen hat; denn hierfür bilden selbst jene zwei Substanzen, welche nach Fischers Untersuchungen bei der Nachbehandlung ausgelöst werden könnten, die Nucleinsäure und Albumose, keinen genügenden Grund. Die Nucleinsäure ist nämlich nach

allem nirgends in der Zelle in freiem Zustande vorhanden; auch ist es höchst zweifelhaft, ob Albumose und Peptone in irgend einer Zelle, selbst in den Darmepithelzellen, in einer solchen Menge sich befinden, dass sie bei der Frage der Fixation in Betracht gezogen werden müssten. Auf den einen negativ ausgefallenen Versuch, welchen ich zum Nachweise der Albumose nach Fischers Vorschrift am Triton-Darme angestellt habe, kann ich kein Gewicht legen; nach meinen Impressionen dürfte aber selbst bei Darmepithelzellen ein Nachweis der Albumose kaum gelingen; wenn nun wirklich eine in Betracht zu ziehende Auslösung von Albumose in den Zellen stattfände, so wäre doch zu erwarten, dass man dies wenigstens an Darmepithelzellen nachweisen könne. Es ist daher kaum denkbar, dass in den Zellen der übrigen Organe auf Kosten der Albumose Auslösungen zustande kommen könnten. Diese zwei Substanzen bilden also keinen triftigen Grund, bei der Nachbehandlung Auslösungen anzunehmen. Bei den übrigen Eiweissen kann natürlich von Auslösungen überhaupt nicht die Rede sein. Andererseits zeigt auch die Erfahrung, dass nach stattgefundener Fixation infolge der Nachbehandlung keine erkennbaren Auslösungen erfolgen.

Das primäre Fällungsbild bei den verschiedenen Fixierern gleicht nämlich an Charakter und Eigenschaften auffällig dem Zellenbilde der Schnitte. Interessant ist, dass die Nachbehandlung selbst nach nicht fällenden Fixierern (Osmiumsäure, Kal. bichrom.) keine strukturellen Veränderungen zur Folge hat. Fischer beschuldigt die Nachbehandlung, abgesehen von den Auslösungen, auch dessen, dass sie durch sekundäre Fällungen sekundäre Kunstprodukte erzeuge. Nachdem nun derartige sekundäre Fällungen in erster Reihe nach Osmiumsäure und Kal. bichrom. zu erwarten wären, so ist es umso auffallender, dass selbst bei diesen Reagentien die Nachbehandlung keine strukturelle Veränderungen hervorruft.

Einen Aufschluss in dieser Beziehung giebt die Thatsache, dass Alkohol in einem Gemenge von unverdünntem Eiweiss und Osmiumsäure keine Fällung mehr zustande bringt, was also das Ausbleiben sekundärer Fällungen bei Osmiumsäure begreiflich macht. Hingegen in dem mit Kal. bichrom. frisch zusammengeschüttelten Eiweisse ruft Alkohol noch Fällung hervor und wären also, wenigstens bei Kal. bichrom. von der Nachbehandlung strukturelle Veränderungen zu erwarten, was jedoch in der histologischen Fixation als ausgeschlossen zu denken ist. Nach allem wird auch hier die Zeit entscheiden, wie lang das Kal. bichrom. mit dem Eiweisse vorher in Berührung gestanden hatte. Fischer fand nämlich, dass eine mit 1% Osmiumsäure behandelte Amöbe nach

24 Stunden nicht mehr durch Alkohol strukturell verändert wurde; hingegen war nach nur 10 Minuten langer Behandlung mit 0,2% Osmiumsäure Alkohol noch imstande, feingerüstige Fällungen zu erzeugen.

Nach allem müssen die Verhältnisse bei der Kal. bichrom.-Wirkung gleichermassen beurteilt werden, insofern, als in der in toto homogen koagulierten Kal. bichrom.-Zelle nach einer gewissen Zeit Alkohol in struktureller Hinsicht keine Veränderungen mehr hervorruft, und höchstens eine Volumenabnahme angenommen werden kann. Wenn nun selbst bei Kal. bichrom. und Osmiumsäure durch die Nachbehandlung keine wesentliche Veränderung eintritt, so ist dies umsoweniger bei den energischen Fällungsreagentien vorauszusetzen.

In meiner ersten Arbeit (5) glaubte ich die, bei einigen Fällungsreagentien häufig auftretende, ausserordentlich überraschende Abnahme der Plasmamasse hauptsächlich durch die Annahme von Auslösungen zu erklären, indessen wird diese beträchtliche Volumenveränderung nach allem durch die Schrumpfung des ca. 80% Wasser enthaltenden Plasmas verursacht, und wenn hierbei auch Auslösungen vorkommen (siehe unten), so ist dies hinsichtlich der Volumenveränderung nur von untergeordneter Bedeutung.

Die Erkenntnis dessen, dass die primäre Wirkung durch die Nachbehandlung nicht wesentlich verändert wird, ist von nicht geringer Bedeutung für die Klärung der Fixationsfrage, da wir dadurch die Verhältnisse auf viel einfachere Weise beurteilen können und viele, die Folgerungen sonst störende Kombinationen entfallen. So können wir auch unsere noch erübrigende Aufgabe, nämlich die Ergründung des Wesens der sog. guten Fixation leichter erledigen.

Die „guten“ Fixierer sind zweifellos unter den guten eiweissfällenden Reagentien zu suchen, welche also notgedrungen neue Strukturen hervorrufen. Es wird sich weiter unten ergeben, dass das Vertrauen zu den guten Fixierern nicht durch die Lebenstreue der Strukturen, sondern durch die gute Konservierung der Form und Masse der Zellen bedingt ist. Nachdem aber nicht jedes eiweissfällende Reagens gute Bilder liefert, so erwächst die Frage, welche Reagentien bzw. Bedingungen es seien, bei denen Plasma und Kern wenigstens der Form nach keine wesentlichen Veränderungen erleiden, da ja die sog. Strukturen hier ohnehin gar nicht in Betracht kommen können.

Bei unseren folgenden Auseinandersetzungen über die Frage, warum der eine gute Eiweissfällter zugleich ein guter Fixierer, hingegen ein anderer guter Eiweissfällter ein schlechter Fixierer sei, treten in vollem Masse die Verhältnisse der Diffusion in den Vordergrund.

Bei den Diffusionsverhältnissen kommt zunächst das Eindringen der Bestandteile der Fixierer in das Innere des Objektes und vice versa die Diffusion in entgegengesetzter Richtung aus dem Inneren des Objektes in die Fixierflüssigkeit in Betracht. In letzterer Hinsicht wird sich die Frage ergeben, was für Substanzen aus dem Inneren der Organe in die Fixierflüssigkeit zum Schaden des zu fixierenden Objektes hinaus diffundieren können.

Seit jeher wird es als eine Bedingung der guten Fixation dahingestellt, dass die Fixierungsflüssigkeit je rascher und konzentrierter in das Objekt eindringe, um dort je energischer seine Wirkung zu entfalten. Wie wir sehen werden, trifft dies in der Theorie der guten Fixierer nicht ganz zu, sondern ist eher geeignet, die Theorie der schlechten Fixation zu ergeben.

Einen Einblick in den Verlauf des Diffusionsprozesses und deren Bedeutung für die Gerinnungen im Innern der Organe ergibt der folgende einfache Versuch: Füllt man eine Eprouvette bis zur Höhe bis 1—2 cm mit unverdünntem Hühnereiweiss und schichtet darauf vorsichtig eine fällende Fixierungsflüssigkeit, so entsteht an der Oberfläche des Eiweisses natürlich momentan eine geronnene Schichte, oberhalb welcher das Fixiermittel und unterhalb das nichtgeronnene Eiweiss sich befindet. Auf diese Weise kann man durch einfache Beobachtung der Eprouvette von Tag zu Tag das Fortschreiten der Diffusion und der durch letztere bedingten Fällungen verfolgen.

Die an der Oberfläche momentan entstehende Gerinnungsrinde entspricht der sogenannten peripherischen Wirkung, also einer durch unmittelbare Berührung momentan erfolgten Fällung, was demnach wohl zu unterscheiden ist von der im Wege der Diffusion zustande kommenden, sehr allmählichen Gerinnung des ganzen Objektes. Und eben dieser Eprouvetten-Versuch demonstriert sehr anschaulich, auf welcher ganz anderen Weise die Fällung im Inneren des Objektes, als an der Peripherie von statten geht. Selbst diejenigen Fixierer, welche allgemein für gut diffusionsfähig gehalten werden, bringen unter der geronnenen Rinde die weitere Gerinnung nur äusserst langsam zustande. Es kann sogar eine Woche vergehen, bis eine 1—2 cm hohe Schichte unter der geronnenen Rinde zur Gerinnung gebracht wird. Kal. bichrom., Essigsäure machten in vier Tagen eine 2 $\frac{1}{2}$ cm hohe Schichte gerinnen. Eine ebenso hohe Schichte brachte absoluter Alkohol in sieben Tagen zur Gerinnung, während in derselben Zeit durch Pikrinsäure kaum eine 1 cm hohe Schichte zustande kam. 2% Chromsäure liess in einer Woche

unter der Gerinnungsrinde überhaupt nichts gerinnen, sondern er nach neun Tagen schien das Ganze in toto auf einmal zu koagulieren.

Aus diesen Beispielen geht klar hervor, dass die Fixierungsflüssigkeiten ihre Wirkung in dem Inneren des Objektes nur in äusserst langsam fortschreitender Weise entfalten. Bei der histologischen Fixation, wo die Fixierungsflüssigkeit mit der ganzen Oberfläche der überdies entsprechenden kleinen Objekte in Berührung tritt, geht der Gerinnungsprozess natürlich verhältnissmässig rascher von statten. Was bei den obigen Versuchen eine Woche in Anspruch nahm, vollzieht sich bei den kleinen Organstückchen in 1 - 2 Tagen. Die Epruvetten-Versuche erscheinen aber umso lehrreicher, als sie am besten geeignet sind, im allgemeinen zu veranschaulichen, wie überhaupt langsam die Gerinnung im Inneren der Organe sich vollzieht.

Es steht wohl ausser Zweifel, dass die einzelnen Bestandteile des Fixierers schon bedeutend früher, als die Gerinnung erfolgt, das Innere des Objektes durchsetzen, jedoch anfangs nur in äusserster Verdünnung und nur sehr allmählich erreichen sie jene Konzentration, infolge welcher sie schliesslich die Fähigkeit erlangen, die Fällungen hervorzurufen.

Besonders bemerkenswert ist der Umstand, dass eben bei den besten Fixationsmethoden, bei den Essigsäurekombinationen überdies noch ein gewisser geteilter Verlauf des Prozesses anzunehmen ist. So ist dies z. B. bei der Flemmingschen Flüssigkeit der Fall; nachdem aber diese Flüssigkeit mit ihren drei verschiedenen Bestandteilen zur Beleuchtung der Frage nicht eben die geeignetste ist, nehme ich zuerst die einfachere Kombination von Kal. bichrom.-Essigsäure vor, wo dementsprechend auch die Verhältnisse einen leichteren Überblick gestatten.

Nachdem die Säuren bekanntlich unter sämtlichen Reagentien die beste Diffusionsfähigkeit besitzen, muss natürlich die Essigsäure überall früher, als das Kal. bichrom., im Inneren des Objektes erscheinen, und durch die Durchsäuerung des Objektes der Kal. bichrom.-Wirkung zuvorkommen. Indem ferner die Essigsäure auch die Nukleoproteid-Substanzen der Kerne ausfällt, wirkt es zum Teil auch schon fixierend. Im Plasma ruft die Essigsäure nach allem gar keine Fällungen hervor. Es ist ganz unbegreiflich, wie in Fischers Einteilung die Essigsäure „in verschiedenen Konzentrationen“ auch als Fällender der Albumine hingestellt werden konnte. Es ist gar nicht einzusehen, worauf diese Angabe Fischers zurückgeführt werden könnte, da ja bekanntlich die Essigsäure die Albumine nicht nur nicht fällt, sondern löst. Wahrscheinlich mochten die Serumalbumine der Fabriken solch ungewisse Verhältnisse bieten, dass sie Fischer zu diesem Schluss führen konnten. Übrigens ist es

nicht ersichtlich, warum Fischer zu seinen Untersuchungen nicht lieber das leicht und stets frisch erhältliche Hühnereiweiss verwenden wollte.

Das Wesen der Essigsäure-Wirkung liegt indessen nicht in dem Ausfällen der Nucleoproteiden, sondern darin, dass die Essigsäure, als das am raschesten diffundierende Reagens, die Zellen sehr rasch tötet und gleichzeitig auch durchsäuert. Denn selbst wenn sie, gleich wie das Plasma, auch die Kernsubstanz nicht fällen würde, so wäre hieran nicht viel gelegen, da ja das nachfolgende Kal. bichrom. ohnehin in der ganzen Masse der durchsäurten Zelle die Fällung vollzieht. Die rasche Diffusion der Essigsäure gewährt den Vorteil, dass die Zellen im Inneren der Organe nicht längere Zeit sich selbst überlassen bleiben und insbesondere, dass die Zellen von der Essigsäure zur totalen Ausfällung gleichsam präpariert werden.

Man kann sich leicht vorstellen, dass die totale Gerinnung einer auf diese Weise bereits vorher abgetöteten Zelle nicht mit einer so auffälligen Volumenabnahme einhergehen wird, wie dies der Fall ist, wenn die lebende Zelle unmittelbar von einem energischen Fällerg getroffen wird. Auch das nachkommende Kal. bichrom. erscheint im Inneren des Objektes auf dem Wege der Diffusion anfänglich in ausserster Verdünnung so, dass es selbst in den angesäuerten Zellen noch nicht imstande ist, Fällungen zu erzeugen. Gleichwohl beginnt aber schon um diese Zeit, wenn auch nur erst in geringem Masse, die Bildung von Kal. bichrom.-Eiweissverbindungen. Die totale Gerinnung der Zellsubstanz kommt aber erst dann zustande, wenn das Kal. bichrom. die entsprechende Konzentration erlangt hat. Dieses Beispiel führt uns bei der Beurteilung der guten Fixierer notgedrungen dahin, nicht bloss einen verlangsamten Verlauf der Ausfällung anzunehmen, sondern den ganzen Prozess überhaupt in zwei Phasen zu teilen und die totale Ausfällung eben als die sekundäre zweite Phase zu betrachten. Darin liegt aber der Schlüssel zu den guten Fixierern, wie dies im allgemeinen besonders die Essigsäure-Verbindungen sind.

Um die Richtigkeit dieser Auffassung zu beweisen, genügt die Betrachtung der ungünstigen Wirkung der unmittelbaren energischen Fällungen. Den ersten schönen Beweis hierfür liefert schon die sogenannte peripherische Wirkung selbst, wo eben der Fixierer nicht im Wege der Diffusion sondern unmittelbar wirkt. Die peripherische Wirkung kann bei den meisten Fixierern nachgewiesen werden und gelangt bei den Osmiumsäure-, Kal. bichrom.- und Formalin-Verbindungen stets in einer gewissen Verdichtung zum Ausdruck.

Einen ganz anderen eigentümlichen Charakter besitzt die peripherische Wirkung bei dem heftig wirkenden, starken Alkohol, indem hier die Substanzen des Kernes und des Plasmas eine sehr auffällig einseitige Schrumpfung (ein Flüchten vor dem eindringenden Alkohol) zeigen. Lee-Mayer (Grundzüge der mikroskopischen Technik 1902 II. pag. 58) glaubt diese spezifische verzerrende Wirkung des Alkohols dahin zu erklären, dass der Alkohol nicht genügend rasch in das Objekt dringe. Eben das Gegenteil trifft zu. Seine Angriffe lasse es nämlich ausser Acht, dass ja die spezifische verzerrende Wirkung des Alkohols mit voller Kraft gerade an der Peripherie sich äussern wo also von einem langsamen Eindringen des Alkohols gar nicht die Rede sein kann. Die peripherische Wirkung beweist schon an sich, dass die verzerrende Wirkung in der That die Folge einer starken unmittelbaren Fällung ist. Von der Richtigkeit meiner Erklärung kann man sich aber ausserdem noch durch ein Experimentum crucis überzeugen. Ist dem nämlich thatsächlich so, dass die Verzerrung die Folge der raschen, energischen Wirkung des starken Alkohols ist, so ist *vice versa* anzunehmen, dass der verdünnte Alkohol, infolge seiner minder energischen Wirkung auch weniger verzerrend wirken werde; und in der That finden wir diese logischen Voraussetzungen in den Untersuchungen Wasielewskys (6) schön und klar bestätigt.

Er schreibt nämlich: „Die deformierende Wirkung des 50% Alkohols ist bereits beträchtlich geringer, und bei 20% igem zeigt sich das Plasma seiner Masse nach geradezu auffallend gut erhalten;“ was also jedenfalls mit der langsameren Diffusion des verdünnten Alkohols und der dadurch bedingten, minder energischen Fällung und Wasserentziehung zusammenhängt.

Wir sehen es also von allen Seiten bewiesen, dass die allzu energische, unmittelbare Wirkung der fällenden Fixierer eigentlich als eine ungünstige zu betrachten ist. Daher kommt es, dass die einfachen, energisch fällenden, gut diffundierenden Reagentien, wie Alkohol, Pikrinsäure, Korrosiv, für sich selbst angewendet, nicht eben die besten Fixierer abgeben. Dies sind also diejenigen Reagentien, welche für sich selbst angewendet eben infolge ihrer unmittelbaren, heftigen Wirkung mehr oder weniger Schrumpfungen hervorrufen.

Es ist nun sehr lehrreich, dass alle diese Reagentien durchwegs günstigere Ergebnisse geben, wenn man sie mit Essigsäure kombiniert, was die oben auseinandergesetzte Bedeutung der Essigsäure augenfällig demonstriert (5, pag. 231).

Die Wirkung der aus drei Bestandteilen zusammengesetzten Flemmingschen Flüssigkeit ist nicht mehr so einfach zu erklären. Das eine steht fest, dass hier der Angelpunkt des guten Fixierens derselbe ist, wie in den vorherigen Fällen, dass nämlich zuerst die Essigsäure das Objekt durchsetzt, die Zellen tötet und durchsäuert, die totale Fällung aber von der langsamer nachfolgenden Chromsäure und von der nach allem noch langsamer diffundierenden Osmiumsäure bewerkstelligt wird. Die Art und Weise, wie die letzteren zwei Bestandteile in den Zellen und in die verschiedene Tiefe der Objekte, die Arbeit des Fällens untereinander teilen, zu bestimmen, wäre wohl sehr misslich und vielleicht auch zwecklos. Die gute Wirkung der Flemmingschen Flüssigkeit im Inneren des Objekts bedarf in der That keiner besonderen Erklärung. Wir finden hier eben die schönen Fällungsbilder der vorher angesäuerten Zellen. Umso schwerer ist aber bei dieser Flüssigkeit die peripherische Wirkung zu erklären, deren Charakter — um auf das wesentliche der Sache klar hinzuweisen — ein derartiger ist, als ob das Objekt in reine Osmiumsäure gelegt worden wäre.

Obleich die Wirkung der Osmiumsäure auf Grund der histologischen Bilder nicht zu verkennen ist, erscheint sie dennoch in der Erklärung Fischers (7, pag. 28) ganz in den Hintergrund gedrängt; Fischer glaubt, die peripherische Wirkung auf die Chromsäure und nicht auf die Osmiumsäure zu beziehen. Neuerdings (8) anerkennt er wohl die Bedeutung der Osmiumsäure in der Flemmingschen Flüssigkeit, verfällt aber zugleich in entgegengesetzte Richtung ins Extreme, indem er jetzt der Osmiumsäure viel mehr zuschreibt, als der Wirklichkeit entspricht, sodass wir in dieser Beziehung derzeit wirklich einen förmlichen Chaos gegenüberstehen.

Nun glaube ich, dass dieses Rätsel der peripherischen Wirkung bei der Flemmingschen Flüssigkeit dennoch einer Lösung zugänglich ist, nur dürfen wir uns nicht von dem in dieser Frage momentan herrschenden Chaos beirren lassen.

Nach der neueren Auffassung Fischers (8, pag. 19) durchsetzen die Osmiumsäure-Dämpfe das Objekt ungemein rascher, als alle übrigen Bestandteile. Nach Fischer erhält man von der Schnelligkeit, mit welcher die Osmiumsäure das ganze Objekt durchsetzt, eine annähernde Vorstellung durch die Berechnung der Diffusionsfähigkeit der Osmiumdämpfe, welche ungefähr 163 m pro Sekunde betrage. Nun würde aber jedermann, der es unternehmen wollte, auf diesem Wege die bei der Fixation in Betracht kommende Verbreitungsgeschwindigkeit des Fixierers annähernd zu be-

stimmen, auf eine falsche Fährte geraten. Diejenige Diffusionsgeschwindigkeit, auf welche sich Fischer beruft, bezieht sich auf die Diffusion der Gase im Vakuum oder untereinander, was weder mit der Diffusionsgeschwindigkeit der gelösten Osmiumsäure, noch mit der Diffusion im Inneren des Objektes in Zusammenhang gebracht werden kann. Fischer glaubte, auf gelöste Substanzen, welche in gewissen Hinsichten als Gase aufzufassen sind, auch die Diffusionsgeschwindigkeit der Gase ohne weiteres übertragen zu können.

Wenn dem in der That so wäre, dass die Osmiumsäure sich im Objekte mit einer Geschwindigkeit von 163 m verbreitet, so könnte man ja mit Osmiumsäure ganze Tiere momentan durch und durch fixieren.

Zeigt doch auch die histologische Praxis unverkennbar, dass die energische Wirkung der Osmiumsäure sich bloss auf die Oberfläche des Objektes erstreckt.

Es bleibt eben nur diese alte strittige Frage der peripherischen Wirkung zu lösen. Betrachten wir nun die Sache etwas näher!

In der peripherischen Wirkung kommt, wie schon oben auseinander-gesetzt wurde, die unmittelbare Berührung zur Geltung, wo also die Diffusionsverhältnisse noch nicht in Betracht kommen, sondern angenommen werden muss, dass hier sämtliche Bestandteile auf gleiche Weise unmittelbar mit den Zellen in Berührung kommen. Wenn wir nun trotzdem finden, dass selbst an der Peripherie die Wirkung der Osmiumsäure gegenüber den übrigen Bestandteilen auf so auffällige Weise dominiert, so müssen wir annehmen, dass die Zellsubstanzen zur Osmiumsäure eine viel grössere chemische Affinität, als zu den übrigen Bestandteilen besitzen.

Wir sehen also, dass bei der peripherischen Wirkung der Flemmingschen Flüssigkeit nicht die Diffusionsverhältnisse, sondern die besondere chemische Affinität der Osmiumsäure die eine Seite der schwierigen Frage löst. Die Frage hat nämlich noch eine andere Seite, die näher besprochen werden muss. Bei der peripherischen Wirkung der Flemmingschen Flüssigkeit, wie bekannt, tritt überraschenderweise reine Osmiumsäure-Wirkung auf, als ob Essigsäure und Chromsäure gar nicht zugegen wären, da doch in Gegenwart der beiden letzteren ebenso strukturelle Ausfällungen zu erwarten wären, wie im ganzen Inneren der Objekte, was aber auffallenderweise nicht der Fall ist. Nun bietet sich aber auch hierfür eine Erklärung.

Wie wir oben gesehen haben, verlieren bei starker Osmium-Wirkung die Eiweisse momentan die Fähigkeit, späterhin ausgefällt zu werden,

so dass sie trotz nachträglicher Behandlung mit fällenden Reagentien ihren homogenen Charakter bewahren.

Die peripherische Wirkung der Flemmingschen Flüssigkeit ist also auf zwei Faktoren zurückzuführen: in erster Reihe auf die vehemente chemische Verbindung der Osmiumsäure mit den Zellsubstanzen, zweitens auf den Umstand, dass diese Verbindung trotz der Gegenwart von Essigsäure und Chromsäure keine strukturelle Ausfällung mehr erleidet und infolgedessen ihren homogenen Charakter beibehält.

Dies ist nun die Lösung des Rätsels, wieso es komme, dass bei der Flemmingschen Flüssigkeit an der Peripherie der Organe die histologisch allbekannte, reine, unveränderte Osmium-Wirkung zu sehen ist. Im Inneren des Objektes kann die Osmiumsäure durch das Hinzutreten der Diffusionsverhältnisse (oder vielleicht auch deshalb, weil sie beim Hindurchtreten durch die Peripherie auch einigermassen zersetzt werden kann) keine so energische Wirkung mehr entfalten, und geht dort nach allem nicht nur die Essigsäure, sondern auch die Chromsäure in der Wirkung voran.

Die obige Kritik des Wesens der Fixation drehte sich unwillkürlich um die zwei berühmten Flüssigkeiten zweier Ären, um die Müllersche und Flemmingsche Flüssigkeit; es wurde das Glück und Ende der ersteren auseinandergesetzt und die rätselhafte Wirkung der letzteren erklärt; ob die daraus gezogenen Lehren ihre Früchte tragen werden, wird die Zukunft zeigen.

Es bleiben indessen noch einige, unseren Gegenstand näher berührende Fragen, die ich, um mir kein Versäumnis zu Schulden kommen zu lassen, wohl näher besprechen muss. Nehmen wir nun diese der Reihe nach vor.

Das Tannin wurde ebenfalls von mehreren Seiten zur Fixation herangezogen, jedenfalls von der Thatsache ausgehend, dass es zu den besten Eiweissfällern zählt. Und dennoch stellte es sich heraus, dass es zur Fixation ganz und gar ungeeignet ist. Auch Fischer bemerkt treffend: „Nach eigenen Erfahrungen an Wurzeln von *Vicia Faba* und an der Magen- und Darmwand des Hundes kann ich Tannin nicht als Fixierungsmittel empfehlen, das man *sans façon* mit Erfolg anwenden könne“ (7, pag. 21).

Nun steht aber fest, dass das Tannin auf keinerlei Weise zur Fixation angewendet werden darf, da ja seine Diffusion noch schlechter als die des Gummi arabicum ist. Bei der sog. Tanninfixation giebt es demnach eigentlich keine Fixation, da das Tannin überhaupt nicht ins Innere der Organe und der Zellen eindringt, die letzteren sich selbst

überlassen bleiben und auf diese Weise eigentlich maceriert werden. Es ist also ganz unberechtigt, das Tannin zu Fixationszwecken heranzuziehen.

Auch die von Sjöbring [Anat. Anz. Bd. 17. 1900. Über Formalinwirkung etc.], neuerdings aufgeworfene Frage der Isotonie ist nach allem ohne Bedeutung. Bei den fällenden Fixierern legt auch Sjöbring selbst kein Gewicht auf die Isotonie. Da nun aber, wie oben hinlänglich bewiesen wurde, die gute Fixation im heutigen Sinne durch die totale Fällung der Zellensubstanz bedingt ist, so fällt in der Frage der Fixation die Bedeutung der Isotonie in sich selbst zusammen. Ausserdem ist aus dem vorherigen ersichtlich, dass bei der Fixation ohnehin nicht die unmittelbare, sondern die durch die Diffusion wesentlich modifizierte Wirkung zur Geltung gelangt, so dass selbst bei Anwendung isotoner Flüssigkeiten im wichtigsten Zeitpunkt, d. h. im Anbeginne der Fixation die Wirkung auf die lebenden Zellen keine isotone sein kann.

Dies gilt natürlich nicht bloss für die Fäll-er, sondern gleicherweise auch für die übrigen Reagentien: Kal. bichrom., Osmiumsäure und auch für Formalin. Das Formalin aber als Grundlage der Theorie der Fixation zu nehmen, wie dies Sjöbring thut, ist derzeit umsoweniger statthaft, als die Beurteilung der Formalinwirkung, wie wir gesehen haben, durch die widersprechenden Angaben zur Zeit erschwert ist, abgesehen davon, dass es überhaupt nicht angeht, die Theorie der Fixation von einem einzigen Reagens abzuleiten.

Die Konzentrationen der Fixierungsflüssigkeiten sind ja im grossen und ganzen als aus ihrer histologischen Anwendung folgende Versuchsergebnisse zu betrachten. So z. B. verblieb die stärkere Flemmingsche Lösung in allgemeiner Anwendung, nachdem von der schwächeren schon in der histologischen Praxis sich herausgestellt hatte, dass ihre verdünnten Bestandteile im Wege der Diffusion nicht genügend zur Geltung gelangen können.

Man bemühte sich auch genau anzugeben, wie lange das Objekt in der Fixierflüssigkeit ohne Schaden verbleiben könne. In Wirklichkeit verhält es sich jedoch so, dass man das Objekt in der Fixierflüssigkeit nach Belieben belassen kann; denn wenn einmal der Fixierer seine Schuldigkeit, die vollkommene Ausfällung des Objektes gethan hat, so kann er hinfort als eben der beste Konservierer gelten. Veränderungen sind viel eher zu befürchten, wenn das Objekt in ein anderes Medium übersetzt, als wenn es in seinem Fixierer belassen wird. Hinsichtlich der Zeitdauer der Fixation soll also für uns bloss das eine Prinzip gelten, dass das Objekt eher längere, denn kürzere Zeit in der

Fixierflüssigkeit bleibe, da es uns ja hauptsächlich darum zu thun ist, dass die Bestandteile des Fixierers ihre Wirkung im ganzen Inneren des Objektes vollkommen entfalten. Auch bei der Flemmingschen Flüssigkeit waren anfänglich 6—8 Stunden streng vorgeschrieben, deren Überschreitung dem Objekte schaden sollte; späterhin stellte sich jedoch heraus, dass auch 24 Stunden nicht schaden; in Wirklichkeit aber kann die Zeit beliebig lang genommen werden.

Die Logik des physikalischen Denkens zwingt uns, auch diejenige Diffusion zur Sprache zu bringen, welche aus dem Inneren des Objektes in die umgebende Flüssigkeit erfolgt. Denn diejenigen Bestandteile der Organe, welche sich in der Flüssigkeit lösen, können natürlich aus dem Objekte in die umgebende Flüssigkeit gelangen.

Auf diesem Wege entfernen sich nicht bloss die anorganischen Substanzen, und kommt nicht nur die Fettauslösung bei der Alkoholbehandlung in Betracht, sondern es können auch anderweitige organische Substanzen in nicht unbeträchtlicher Menge durch Diffusion hinausgelangen. Hiervon kann man sich leicht auf folgende Weise überzeugen: Man filtriert z. B. das zur Fixation benützte Formalin oder Korrosiv und dampft es in einer Porzellanschale bei mässiger Hitze ein, worauf man am Boden der Schale eine beträchtliche Menge von verkohlten Substanzen findet. Von Eiweissauslösung kann hier natürlich nicht die Rede sein, und zwar nicht einmal bei den nichtfällenden Fixierungsflüssigkeiten. Ich habe wohl in dem zur Fixation benützten Kal. bichrom., Formalin und 3% Salpetersäure Eiweiss nachgewiesen, doch darf dies nur so aufgefasst werden, dass dieses Eiweiss mit den Gewebssäften direkt von der Oberfläche, nicht aber im Wege der Diffusion aus dem Inneren des Objektes in die Flüssigkeit gelangt war. Anderweitige organische Substanzen aber können in nicht unbeträchtlicher Menge aus dem Objekte hinausgelangen, was füglich einen Verlust für das zu fixierende Objekt bedeutet, und mithin der Fixation nicht zum Vorteile gereichen kann. Allerdings scheint dieser Substanzverlust dadurch ersetzt zu werden, dass durch die Eiweissverbindungen eine gewisse Menge des Fixiermittels wieder im Objekt gebunden wird, was eben einen Substanzgewinnst bedeutet.

Es wird uns ferner die Frage interessieren, wie sich die einzelnen Zellarten, insbesondere pflanzliche und tierische Zellen gegenüber den verschiedenen Fixationen verhalten. Lässt sich hier irgend ein spezifisches Verhalten oder ein wesentlicher Unterschied konstatieren? Zur Beurteilung dieser Frage leisten ausgezeichnete Dienste Wasiliewskys Untersuchungen [6], welche er an Pflanzenzellen parallel mit meinen Unter-

suchungen über tierische Zellen ausgeführt hat, und welche daher umso leichter und lehrreicher zur vergleichenden Beurteilung herangezogen werden können.

Aus allen seinen Untersuchungen geht hervor, dass sich ein kardinaler Unterschied zwischen dem Verhalten der tierischen und pflanzlichen Zellen nicht feststellen lässt, obgleich er seine Befunde über pflanzliche Zellen sorgfältig mit meinen Untersuchungsergebnissen verglich. Die Übereinstimmung der Ergebnisse bei unseren Untersuchungen ist wohl darauf zurückzuführen, dass in beiden Fällen die Untersuchungen an Zellen von embryonalem Charakter, meine Untersuchungen an Hodenzellen, seine an Wurzelspitzen, ausgeführt worden sind.

Die genannten Zellen sind eben sowohl bei Tieren wie bei Pflanzen als die am wenigsten differenzierten Zellen zu betrachten.

Weit weniger übereinstimmend hätten sich unsere Untersuchungsergebnisse gestaltet, wenn ich z. B. Nervenzellen, und Wasiliewsky irgend eine ältere pflanzliche Zelle der Untersuchung zu Grunde gelegt hätte. Denn während bei Zellen von embryonalem Charakter in Bezug auf die Fixation selbst zwischen tierischen und pflanzlichen Zellen sich kein wesentlicher Unterschied ergibt, zeigt sich der Unterschied umso grösser bei den verschiedenartig differenzierten Zellen selbst eines und desselben Individuums. So verhält sich z. B. eine Eizelle anders als eine multipolare Nervenzelle. Man darf aber nicht denken, dass dieser Unterschied ein derartiger wäre, welcher die Fixationsfrage in den einzelnen Fällen komplizieren würde. Die Sache verhält sich nämlich einfach so, dass alle jene Fixierer, welche die überaus empfindlichen jungen Zellen von embryonalem Charakter nicht deformieren, umso weniger die übrigen, viel widerstandsfähigeren Zellen deformieren werden.

In meinen ersten Untersuchungen, als mir zur Beurteilung der Fragen keine genügenden Stützpunkte zur Verfügung standen, machte die Auswahl des Untersuchungsmateriales die grössten Schwierigkeiten, da ich alsbald zur Erkenntnis gelangt war, dass Ergebnisse nur durch die gehörige Auswahl der Untersuchungsobjekte zu erwarten sind.

Erste Bedingung war, womöglichst grosse Zellen zur Verfügung zu haben, an welchen die geringsten Deformationen ohne weiteres wahrnehmbar sind; zweitens waren Zellen von je embryonalem Charakter notwendig, da ja vorauszusetzen war, dass die verschiedenartig differenzierten Zellen zum Ausgangspunkte allgemeiner Schlüsse weniger geeignete Ergebnisse bieten werden. Aber man konnte sich schon damals auf eine Bemerkung Flemmings stützen, aus der hervorging, dass die Hodenzellen im allgemeinen gegen die Fixation am empfindlichsten sind. Unter den Hoden-

zellen erscheinen weiter die Zellen des Salamanderhodens überdies noch durch ihre Grösse für derartige Untersuchungen gleichsam prädestiniert. Gleichwohl ging ich in meiner ersten Arbeit bei der Verallgemeinerung der Untersuchungsergebnisse mit der grössten Vorsicht vor, so dass ich den Angriffen Heidenhains [Anat. Anz. Bd. 18. pag. 515], welche dahingingen, dass die Zellen der Hoden bezw. des Salamanderhodens zu derartigen Untersuchungen nicht geeignet seien, wodurch natürlich meine Ergebnisse und Folgerungen mit einem Schlage aus der Welt geschaffen werden sollten, gar keinen Grund geboten habe. Gegenwärtig kann ich schon behaupten, dass die an den Zellen des Salamanderhodens erzielten Ergebnisse nicht nur durch die Untersuchungen der übrigen tierischen Organe und die parallelen Untersuchungen an pflanzlichen Zellen eine allgemeinere Bedeutung gewonnen haben, sondern es auch einzig und allein mir ermöglichten, wenigstens zum Teile auch die chemischen Faktoren auf handgreifliche Weise mit den histologischen Ergebnissen in Verbindung zu bringen.

Jetzt kann es schon entschiedener ausgesprochen werden, dass der tierische Organismus zur Beurteilung der Fixationsverhältnisse kein besseres Material, als den Hoden bietet und dass die Ergebnisse des letzteren nicht so sehr mit mehrweniger Beschränkung, als vielmehr mit Unterschieden hinsichtlich des Wirkungsgrades von allgemeinem Werte sind. Es sind von allen denjenigen Fixierern, welche die empfindlichen Hodenzellen nach unseren heutigen Begriffen gut fixieren, auch bei anderen Organen gute Ergebnisse zu erwarten. Wesentlich ist, dass man umgekehrt von den Fixationen anderer Organe nicht auf den Hoden schliessen darf.

Den histologischen Laboratorien kann daher zur Beurteilung eines Fixierers kein besseres und bequemerer Verfahren empfohlen werden, als die Fixation des Hodens, die auf kurzem Wege ein leicht zu beurteilendes Ergebnis bieten wird.

Zum Schlusse soll die das allgemeinste Interesse beanspruchende Frage beantwortet werden, was für Schlüsse wir bei dem oben dargelegten Stande unserer heutigen Kenntnisse für die histologische Praxis ziehen müssen. Es steht ausser Zweifel, dass die bis heute zu hunderten empfohlenen Fixiermittel zum grössten Teile nicht nur für die Histologie überflüssig sind, sondern auch einen unnützen Ballast der Technik bilden und eigentlich einer rationellen Arbeit nur im Wege stehen.

Schon einige wenige Fixierer leisten uns all das, was wir überhaupt vom Fixieren erwarten können, man muss sie nur eben aus der grossen Menge auszuwählen wissen.

Aus dem Kreise der rationellen Fixierer sind ausser den alkalischen Reagentien auch die reinen Säuren auszuschliessen. In beiden Fällen beruht die nachteilige Wirkung im wesentlichen auf einem Faktor, nämlich auf Lösung. Die ausgesprochen alkalischen Reagentien, wie z. B. Lysol, entfalten notwendigerweise eine lösende Wirkung, weshalb denn auch die alkalischen Lösungen, wie bekannt, macerierend wirken.

Bei Säuren kommen, obgleich es unter ihnen auch gute Fällner giebt, im Überschuss dennoch meistens Lösungen zustande. Selbst die Salpetersäure, welche sich von allen Säuren in der histologischen Technik am besten bewährt hat, erzeugt in der Zelle, bezw. im Kerne Vakuolen, was nach allem auf Lösungen zurückzuführen ist. Unter eine eben solche Beurteilung fällt auch die Essigsäure, welche wieder als Löser des Plasmas zu betrachten ist. Auch die neutralen Reagentien, wie Osmiumsäure, Kal. bichrom., bieten keine befriedigende Ergebnisse, da auch bei diesen gewisse Quellungen und Lösungen anzunehmen sind, wodurch die nachträgliche Alkoholbehandlung umsomehr Gelegenheit hat Volumenveränderung hervorzurufen. Man muss also zwischen den in reichlicher Menge empfohlenen guten Fällnern wählen. Einige von diesen sind überhaupt unanwendbar, wie Tannin wegen seiner überaus schlechten Diffusion; ein anderer grosser Teil derselben ist wieder zweifellos überflüssig.

Drei Arten der gut fallenden, guten Fixierer sind es, welche sämtlichen Forderungen Genüge leisten:

I. Die erste Gruppe der unentbehrlichen guten Fixierer bilden die von der Osmium-Essigsäure Verbindung ausgehenden Kombinationen, wie die starke Flemmingsche Flüssigkeit. Bei dieser Kombination kommt nicht nur die ausgezeichnete Zellfixation in Betracht, sondern auch der nicht genug zu schätzende Umstand, dass durch die Osmiumsäure auch die Fette konserviert und gut sichtbar gemacht werden. Diese Flüssigkeiten sind als speziell für Zelluntersuchungen dienend zu betrachten, und obgleich sie auch in anderer Richtung Anwendung finden können, ist ihre Anwendbarkeit doch sehr beschränkt, da sie nur die Fixierung sehr kleiner Stücke gestatten und überdies die Färbung erschweren.

II. Gute Zellfixation mit allgemeiner Anwendbarkeit und besserer Färbbarkeit bieten die auf bichromsaure Salze-Essigsäure-Verbindungen beruhenden Kombinationen, wie die Zenkerische Flüssigkeit oder die dasselbe leistende, viel einfachere Kal. bichrom.-Essigsäure.

Diese Flüssigkeiten geben auch bei grösseren Stücken ausgezeichnete Zellfixation und sind daher in viel grösserem und allgemeinerem Masse anwendbar, als die vorherigen. Auch die Färbbarkeit ist bei

diesen Flüssigkeiten wohl eine bessere, als bei den vorherigen, ist aber gleichwohl auch hier als erschwert zu betrachten. Ausserdem haben die Fixierer der beiden Gruppen die nachteilige Eigenschaft, dass sie schon ihrerseits die Organe färben.

III. Diese zwei letztgenannten Eigenschaften geben nun einer dritten Gruppe Existenzberechtigung, d. h. solchen Fixierern, welche ihrerseits die Organe nicht färben und die leichtesten Färbungen gestatten. Von derartigen Substanzen sind es Korrosiv, Formalin, Alkohol, welche am ehesten zur Anwendung berechtigt sind, freilich nicht für sich selbst, sondern mit Essigsäure kombiniert. Die Anwendung dieser drei Mittel, besonders des Alkohols für sich selbst fällt aus praktischen Rücksichten, Einfachheits- und Bequemlichkeitsgründen unter eine andere Beurteilung.

Diese drei Gruppen der Fixierer sind ferner nicht so zu nehmen, als ob die eine besser wäre, als die andere, sondern so, dass sie untereinander ihre Fehler und Mängel ergänzen und ersetzen. Es ist ganz undenkbar, dass irgend ein anderer Fixierer irgendwelche Vorteile gegenüber den Fixierern dieser drei Gruppen bieten könnte. Bei gleichzeitiger parallelen Anwendung je eines Fixierers dieser drei Gruppen können wir uns hinsichtlich der „Fixation“ kein Versäumnis zu schulden kommen lassen, was allerdings die Anwendung irgend einer anderen Substanz, als Reagens, unberührt lässt.

II.
Muskeln und Muskelmechanik.
(1900 und 1901.)

Von
Karl von Bardeleben, Jena.

Litteratur:

1900.

1. Alezais, L'articulation du coude et la prono-supination de l'avant-bras. C. R. Soc. biol. Par., T. 52. Nr. 19. pag. 508—510.
2. Derselbe, Le quadriceps fémoral des sauteurs. C. R. Soc. biol. Par., T. 52. Nr. 19. pag. 510—511.
3. Derselbe, Quelques adaptations fonctionnelles du grand pectoral et du grand dorsal. C. R. Soc. biol. Par., T. 52. Nr. 25. pag. 701—708.
4. Derselbe, Note sur quelques adaptations fonctionnelles des muscles des membres. C. R. Soc. biol. Par., T. 52. Nr. 36. pag. 998—999.
5. Derselbe, Étude anatomique du cobaye (*Cavia cobaya*). Suite (Myologie). 4 Fig. Journ. l'anat. et phys., Année 36. Nr. 6. pag. 635—648.
6. Derselbe, Contributions à la Myologie des Rongeurs. Paris 1900. 395 pag. avec 101 figures.
7. Bardeen, Ch. Russell, The development of the musculature of the body wall in the pig, including its histogenesis and its relations to the myotomes and to the skeletal and nervous apparatus. Johns Hopkins Hospital Reports, Vol. IX. pag. 367—399. 10 Taf.
8. Barpi, U., Osservazioni anatomiche (variazioni muscolari). Il Nuovo Ercolani, Anno 5. Nr. 3. pag. 44—50, Nr. 4. pag. 61—63.
9. Bernard, Atrophie congénitale du biceps. (Soc. nat. méd. Lyon.) Lyon méd., 1900. Nr. 11. pag. 377—378.
10. Bradley, O. Charnock, An Unusual Muscular Arrangement. 1 Fig. Veterin. Journ., Old Ser., Vol. 50. Nr. 299. (N. Ser., Vol. 1. Nr. 5) pag. 265—266.
11. Castex, E., Note sur le mécanisme de l'équilibre du corps soulevé sur la pointe des pieds. C. R. hebdom. d. sé. at mém. de la Soc. de biologie, Paris. Vol. 52. pag. 187—189. 2 fig. (Nichts Neues.) S. Michel, Nr. 41.

12. **Chaine, Joseph**, Sur le masséter des Rongeurs. Procès-verbaux des séances de la Société des Sciences physiques et naturelles de Bordeaux, 26. mai 1898.
13. **Derselbe**, Anomalie musculaire chez le cheval. Anastomose entre le géniohyoïdien et le génio-glosses. Ebenda, 1 juin 1899, 1898/99. pag. 111—113.
14. **Derselbe**, Observations sur le mylo-hyoïdien des Oiseaux. Comparaison de ce muscle avec le mylo-hyoïdien de l'Échidné. Ebenda, 1898/99. pag. 113—117.
15. **Derselbe**, Sur les connexions du mylo-hyoïdien et du peaucier chez les Oiseaux. Ebenda, 1898/99. pag. 138—140.
16. **Derselbe**, Disposition particulière du génio-hyoïdien chez deux Téléostéens. Ebenda, 1900. 14. juin. pag. 64—66.
17. **Derselbe**, Note sur la myologie du Pipa d'Amérique (Pipa americana, Schn.). Ebenda, 1900. 21. juin. pag. 66—68.
18. **Derselbe**, Connexions du mylo-hyoïdien et du génio-hyoïdien chez quelques Mammifères. Ebenda, 1900. 19. juillet. pag. 72—74.
19. **Derselbe**, Connexions du mylo-hyoïdien et du digastrique chez les Mammifères. Ebenda, 1900. 19. juillet. pag. 75—78.
20. **Derselbe**, Anatomie comparée de certains muscles sus-hyoïdiens. Bull. scientif. de la France et de la Belgique, T. 35. (Extrait.) 210 pag. 8 pl. (Nov. 1900.)
21. **Chinni, L.**, Varietà muscolari: capo accessorio avambrachiale dell' abduktore del mignolo; flessore sopranumerario falangineo dell' indice. Napoli. (10 pag.)
22. **Corning, H. K.**, Über die vergleichende Anatomie der Augenmuskulatur. 2 Taf. Morphol. Jahrb. Bd. 29. H. 1. pag. 94—140.
23. **Eisler, P.**, Über die Herkunft und die Entstehungsursache des Musculus sternalis. Corr.-Bl. d. D. anthropol. Ges. 1900. Nr. 11 u. 12. (Ber. d. 31. allgem. Vers. in Halle a. S.) pag. 150—154. 3 Fig.
24. **Fawcett, E.**, A specimen showing the long external lateral ligament continued with scarcely any attachment to the head of the fibula, into the peroneus longus muscle. Proceed. Anat. Soc. Gr. Brit. a. Irel., June 1900. Journ. Anat. Vol. 35. P. 1. pag. LIII. [Nur diese kurze Angabe.]
25. **Gilis, P.**, Note sur la couche musculo-aponévrotique de la région épicroténienne. Bull. et Mém. Soc. anat. Paris, 1899. pag. 979—981, und Nouv. Montpellier méd. 1900. Nr. 10. pag. 289—291.
26. **Haberer, Hans**, Der fibröse Apparat der Basis cranii und die Musculi rectus capitis anticus major et minor. 2 Fig. Arch. Anat. u. Phys., Jhrg. 1900, Anat. Abt. H. 5 6. pag. 366—376.
27. **Harman, N. Bishop**, The Palpebral and Oculomotor Apparatus of Fishes. Rep. 69. Meet. British Assoc. Adv. Sc. Dover, 1900. pag. 780—781.
28. **Imbert, A.**, Mécanisme de l'équilibre et du soulèvement du corps sur la pointe des pieds. 4 Fig. Journ. Physiol. et Pathol. génér. 1900. Nr. 1. pag. 11—24.
29. **Juvara, E.**, Contribution à l'étude des faisceaux musculaires s'insérant par une de leurs extrémités sur une portion quelconque de la glande thyroïde. 8 Fig. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. norm. et pathol., Année 36. Nr. 4. pag. 367—375.
30. **Kaczynski, St.**, Fünf Fälle von Musculus sternalis. Aus dem anatomischen Institut zu Krakau. Festschrift für Prof. Korczynski, Krakau 1900. pag. 3—9. (Polnisch.)
31. **Kalischer, Otto**, Die Urogenitalmuskulatur des Damms mit besonderer Berücksichtigung des Harnblasenverschlusses. 36 farb. Abb. im Text u. 33 Taf. Berlin. (XVI, 184 pag.)
32. **Klaatsch, Hermann**, Der kurze Kopf des Musculus biceps femoris. Seine morphologische und stammesgeschichtliche Bedeutung. 2 Fig. Sitz.-Ber. d. preuss. Akad. Wiss. Berlin, phys.-math. Klasse 1900. (7 pag.)

33. Derselbe, Der kurze Kopf des Musculus biceps femoris und seine morphologische Bedeutung. Corr.-Bl. d. D. anthropol. Ges. 1900. Nr. 11 u. 12. (Ber. d. 31. allgem. Vers. in Halle a. S.) pag. 145—150.
34. Derselbe, Der kurze Kopf des Musculus biceps femoris und der Tenuissimus Ein stammesgeschichtliches Problem. Morphol. Jahrb. Bd. 29. pag. 217—231. 2 Taf.
35. Ledouble, F., Des variations du système musculaire de l'homme. Bibliogr. anat. T. 8. F. 5. pag. 297—308.
36. Lee, Robert, Some remarks on the diaphragm. Lancet 1900. Nr. 3987. pag. 232 [Praktisch.]
37. Levi, G., Di un associazione di due variazioni muscolari nello stesso individuo (m. coraco-brachiale superiore e sotto-spinale superficiale). Rendic. d. adunanze d. Accad. medico-fis. Fiorentina, sed. 9 Maggio 1900, in: Sperimentale, Anno 54. F. 3. pag. 322—324.
38. Maurer, F., Die Rumpfmuskulatur der Wirbeltiere und die Phylogenese der Muskelfaser. 13 Fig. Anat. Hefte, Abt. 2. Bd. 9. 1899. (Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgesch.) 1900. pag. 691—819.
39. McClure, C. F. W., On the Presence of a Musculus coraco-olecranal in the Domestic Cat (*Felis domestica*). 1 Fig. Anat. Anz. Bd. 17. Nr. 19. pag. 357—360.
40. Morselli, A., Tavole schematiche per le preparazioni anatomiche di miologia ad uso delle sale di dissezione. Milano. (47 pag.)
41. Michel, A., Sur le mécanisme du soulèvement de corps sur la pointe des pieds. C. R. Soc. biol. Par. T. 52. Nr. 11. pag. 247.
42. Mudge, G. P., A Frog in which a Variation of the Rectus abdominis Muscle had occurred. Journ. Anat. and Phys. Vol. 34. P. 3. (Anat. Soc. Gr. Britain. pag. IV.)
43. Muskat, Gustav, Beitrag zur Lehre vom menschlichen Stehen. 1 Taf. Arch. Anat. u. Phys., Phys. Abt. 1900. H. 3/4. pag. 285—291.
44. Parhon, C. et Popesco, C., Sur l'origine réelle de l'obturateur. 1 Fig. Roumanie méd. Bucarest. 1900. pag. 21—22.
45. Paterson, A. M., Two cases of Congenital Diaphragmatic Hernia. Proc. Anat. Soc. Gr. Brit. e Irel. June 1900. Journ. of Anat. Vol. 35. P. 1. pag. LVII—LVIII.
46. Raynaud, A., Note d'autopsie sur un cas d'absence congénitale des muscles pectoraux. Marseille méd. 1900. S. 344—345.
47. Rex, H., Zur Entwicklung der Augenmuskeln der Ente. 2 Taf. u. 2 Fig. Arch. mikr. Anat. Bd. 57. 1901. H. 2. pag. 229—271.
48. Robinson, A., A Case of Diaphragmatic Hernia. Journ. Anat. and Phys. Vol. 34. pag. 4. (Anat. Soc. Gr. British pag. XXIX—XXX.)
49. Rocher et Désourteaux, Muscle épitrochléo-cubital. Journ. de Méd. de Bordeaux 1900. pag. 518.
50. Romiti, G., Di alcune particolarità fibrose e muscolari nella Fascia transversalis, alcune delle quali notate sul vivente. 1 Fig. Policlinico. Vol. 7. (13 pag.)
51. Rouvière, H., Contribution à l'étude des insertions postérieures des muscles de l'oeil. 4 Taf. Nouv. Montpellier méd. 1900. Nr. 9. pag. 257—267.
52. Schomburg, Hans, Untersuchung der Muskeln und Knochen des menschlichen Fusses an Serienschnitten und Rekonstruktionen und unter Zuhilfenahme makroskopischer Präparation. (Am 30. Mai 1900 v. d. med. Fak. d. Univ. Göttingen gekrönte Preisschrift.) Göttingen 1900. 63 pag. 1 Taf.
53. Sainati, L., Di un caso di mancanza del gran pettorale osservato sul vivente. Il Policlinico, Anno 7. Vol. 7—C. Fasc. 8. pag. 428—430.
54. Salvi, Giunio, La filogenesi ed i resti nell' Uomo dei muscoli pronatori peroneo-tibiales. 2 Fig. Monit. Zool. ital., Anno 11. Nr. 2. pag. 35—55.

55. Streissler, Eduard, Zur vergleichenden Anatomie des *M. cucullaris* und *M. sternocleido-mastoideus*. 2 Taf. Arch. Anat. u. Phys. Jhrg. 1900. Anat. Abt. H. 5/6. pag. 335—365.
56. Thöle, Mechanik der Bewegungen im Schultergelenk beim Gesunden und bei einem Manne mit doppelseitiger Serratus- und einseitiger Deltoideuslähmung infolge typhöser Neuritis. 5 Fig. Arch. Psych. u. Nervenkr. Bd. 33. H. 1. pag. 159—187.
57. Trolard, L'aponévrose moyenne du cou. Journ. de l'anat. et phys., Année 36. Nr. 3. pag. 268—290.
58. Valenti, G., Sopra le prime fasi di sviluppo della muscolatura degli arti. 1. Ricerche embriologiche sul *Gongylus ocellatus*. 1 Taf. Mem. d. R. Accad. d. Sc. d. Istituto di Bologna. Ser. 5. T. 8. (14 pag.)
59. Varaglia, S., Sul significato di un prolungamento fibroso (*lacertus fibrosus*) che va dal *m. pectoralis maior* alla capsula dell' *articulatio humeri* nell' uomo. 1 Taf. Ric. fatte nel Laborat. di Anat. norm. d. R. Univ. di Roma ed in altri Laborat. biol. Vol. 7. F. 3/4. pag. 253—262.
60. Wilmart, L., Contribution à l'étude des insertions du muscle brachial antérieur. Journ. méd. de Bruxelles. 1900. Nr. 8. (3 pag.)
61. Windle, Bertram C. A. and Parsons, F. G., On the Myology of the Edentata. P. II. Proc. Zool. Soc. London for the year 1899. Pt. 4. 1900. pag. 990—1017.
62. Dieselben, On the Morphology of the Femoral Head of the Biceps Flexor Cruris. 3 Fig. Journ. Anat. and Phys. Vol. 34. (N. Ser. Vol. 14.) Pt. 3. (Proc. Anat. Soc. Great Britain and Ireland) pag. V—IX.
63. Zuckerkandl, E., Zur Morphologie des *Musculus ischiocaudalis*. 3 Taf. Sitz.-Ber. d. Kais. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl. Bd. 109. Abt. III. Nov. 1900. pag. 661—671.

1901.

1. Alezais, Étude anatomique du cobaye (*cavia cobaya*) (Suite). 10 Fig. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., Année 37. Nr. 1. S. 102—126. Suite. Fig. 33—42. Ebenda, Nr. 3. pag. 270—290.
2. Derselbe, Les muscles du membre postérieur du Kangourou (*Macropus Bennetti*). Compt. Rend. Soc. Biol. T. 53. Nr. 85. pag. 971—972.
3. Derselbe, Contribution à la myologie des Rongeurs. 101 Fig. Thèse de doctorat des sciences. Paris, F. Alcan 1900. (395 pag.) 8°.
4. Ancel, P., Documents recueillis à la salle de dissection de la Faculté de médecine de Nancy (semestre d'hiver 1900—1901). 11 Fig. Bibliogr. Anat. T. 9. Fasc. 3. pag. 133—160.
5. Anthony, R., Modifications musculaires consécutives à des variations osseuses d'origine congénitale ou traumatique chez un renard. 4 Fig. Bull. et Mém. Soc. d'Anthropol. de Paris. Sér. 5. T. 2. 1901. Fasc. 5. pag. 490—505.
6. Derselbe, Le muscle présternal: ses formes fibreuses rudimentaires, leur fréquence chez l'homme et leur présence chez certains animaux. 13 Fig. Bull. et Mém. Soc. d'Anthropol. Paris. Sér. 5. T. 1. Fasc. 6. pag. 486—515.
7. Barpi, Ugo, Osservazioni anatomiche. Il nuovo Ercolani. Anno V. Nr. 3 u. 4. Pisa 1900. Gastr. 11 pag.
8. Burne, R. H., A Contribution to the Myology and Visceral Anatomy of *Chlamydomorphus truncatus*. 8 Fig. Proc. of the Gen. Meet. for. Sc. Business of the Zool. Soc. London 1901. Vol. 1. Part. 1. pag. 104—121.
9. Cannieu et Gentes, Contribution à l'étude de muscle fronto-occipital dans ses rapports avec le pannicule charnu ou peaucier du corps. Gaz. hebdomad. des Sc. méd. de Bordeaux. P. 21. 1900. pag. 437.

10. Dieselben, Note sur un muscle digastrique bipectoral transverso-oblique. *Gaz. hebdomad. des Sc. méd. de Bordeaux*. T. 21. 1900. pag. 461—462.
11. Carucci, V., Über ein elastisches Band im Genus Bos und die Homologie desselben mit den Vincula tendinum hom. 2. Taf. *Anat. Anz.* Bd. 20. Nr. 1. pag. 1—9.
12. Chaîne, J., Contribution à la Myologie du Sanglier. *Procès verb. d. s. d. l. Soc. d. Sc. phys. Anat. de Bordeaux*. 7. févr. 1901. 5. A. 2 pp.
13. Derselbe, Sur le déprimeur de la mâchoire inférieure du Chrysotis amazone (*Chrysotis amazonicus*, L.). *Ebenda*, 23. mai 1901. S. A. 3/2.
14. Derselbe, Le déprimeur de la mâchoire inférieure chez les Plongeurs. *Ebenda*, 22. mai 1901. S. A. 3 pp.
- 14a. Derselbe, Considérations générales sur le déprimeur de la mâchoire inférieure. *Ebenda*, 4. juillet 1901. S. A. 4 pp.
15. Cuneo, Bernard et Veau, Victor, La mécanique du poignet. *Compt. Rend. 13. Congrès internat. de Méd. Paris*. 1900. Section d'Anat. descript. et comp. pag. 61—62.
16. Dall' Acqua, Ugo, Morfologia delle aponeurosi addominali dell' uomo. *Il Policlinico*. Vol. VIII. C. 1901. S. A. 32 pp. 1 Taf.
17. De Gaetani, Luigi, Alcune anomalie muscolari. 1 Taf. *Atti della R. Accad. Peloritana*, Anno 15. Sept. Messina, tip. d'Amico 1900. (17 pag.)
18. D'Evant, P., I muscoli tensori della sinoviale radiobicipitale. 1 Fig. *Giorn. d. Associaz. Napoletana di Med. e Nat.* Anno 11. Punt. 4. pag. 270—279.
19. Drüner, L., Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln der Urodelen. Teil 1. 7 Taf. *Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere*. Bd. 15. H. 8. pag. 435—622.
20. Du Bois-Reymond, R., Über die Wirkung der Wadenmuskeln beim Stehen und beim Erheben auf die Fussspitzen. 3 Fig. *Monatsschr. f. orthopäd. Chir. u. physikal. Heilmethoden*. Bd. 1. Nr. 8. pag. 113—119.
21. Eisler, B., Der Musculus sternalis, seine Ursache und Entstehung, nebst Bemerkungen über die Beziehungen zwischen Nerv und Muskel. 2 Taf. 7 Fig. *Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol.* Bd. 3. H. 1. pag. 21—92.
22. Fajardo, F., A proposito di un' anomalia muscolare. *Il Policlinico*, Anno 8. Vol. 8—C. Fasc. 3. pag. 152.
23. Fiorani, P. L., Il muscolo ileo-capsulo-femorale. 1 Taf. *Riv. Veneta di Sc. med.* T. 34. Anno 18. Fasc. 6. pag. 241—248.
24. Fischer, Otto, Der Gang des Menschen. Teil 4: Über die Bewegungen des Fusses und die auf denselben einwirkenden Kräfte. 3 Taf. u. 11 Fig. *Abh. K. Sächs. Ges. Wiss. Math.-phys. Kl.* Bd. 26. Nr. 7. 88 pag.
25. Focacci, Maurizio, Contributo allo studio del muscolo interdigastro di Bianchi. 1 Taf. *Atti Soc. dei Natural. e Mat. di Modena*. Ser. 4. Vol. 2. Anno 33. 1900, 1091. pag. 182—259.
26. Frazer, J. Ernst, Anomaly of Omo-Hyoid. 1 Fig. *Journ. of Anat. and Physiol.* Vol. 35. N. S. Vol. 15. Part. 4. pag. 494—495.
27. Gilis, P., Note sur quelques points de l'anatomie de la région inguino-abdominale. *Compt. Rend. de l'Associat. des Anatomistes*, Sess. 3, Lyon 1901. pag. 86—89.
28. v. Gössnitz, Wolff, Beitrag zur Diaphragmafrage. 2 Taf. *Zoologische Forschungsreisen in Australien und im Malayischen Archipel von Richard Semon*. Bd. 4. Lief. 3. pag. 205—262.
29. Hamy, E. T., Le muscle auriculo-iniaque observé chez un Annamite. *Bull. du Mus. d'Hist. nat.* 1901. Nr. 2. pag. 53—54.
30. Hasse, C., Über die Atembewegungen des menschlichen Körpers. *Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt.* 1901. pag. 273—279. 1 Fig. i. T. u. 2 Taf.

31. Hofmann, Max, Das Verhalten der Bauchmuskeln im Bereiche der medialen Leistengrube. 1 Taf. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt. Jhrg. 1901. H. 4/5. pag. 250.
32. Holmes, The Levator Ani Muscle. Assoc. American Anatomists. Science. N. S. Vol. 13. Nr. 321. pag. 291—292.
33. Jamieson, J. K., Dissection to show the Normal Origin of the Peroneus Tertius. Proc. Anat. Soc. of Great Britain and Ireland. pag. XXIV. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 36. N. Ser. Vol. 16. Part. 1.
34. Jurasz, A., Zur Frage nach der Wirkung der Mm. thyreo-cricoides. Arch. f. Laryngol. u. Rhinol. Bd. 12. H. 1. pag. 61—69.
35. Kater, Norman W., Two Cases of Supernumerary Radio-palmar Muscle, Muscle supplémentaire Radio-palmar of Testut. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 36. N. Ser. Vol. 16. Part. 1. pag. 76.
36. Kelster, Rud., Vergleichend-anatomische Studien über den M. pronator teres der Säugetiere. 3 Taf. Anat. Hefte, Abt. 1. Arb. a. anat. Inst. H. 56/57. (Bd. 17. H. 34.) p. 671—834.
37. Le Double, F., De la possibilité du développement dans l'espèce humaine du muscle oblique supérieur de l'oeil des vertébrés inférieurs à l'ordre des mammifères. Compt. Rend. 13. Congrès internat. de Méd. Paris 1900. Section d'Anat. descript. et comp. pag. 15—19 u. 8 Fig. Bibliogr. anat. T. 9. Fasc. 1. pag. 30—43.
38. Derselbe, Des variations du système musculaire de l'homme. Compt. Rend. 13. Congrès internat. de Méd. Paris 1900. Section d'Anat. descript. et comp., pag. 30—43.
39. Lenoir, Sur la signification des chefs accessoires huméraux du biceps brachial. 3 Fig. Journ. de l'anat. et de la physiol. Année 37. Nr. 3. pag. 309—311.
40. Lenoir, Olivier, Sur la signification morphologique du muscle péronéocalcaéen interne. 1 Fig. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. Année 37. Nr. 5. pag. 595—598.
41. Lesbre, F. X., Considérations générales sur les muscles olécraniens et les muscles rotuliens de l'homme et des mammifères. 7 Fig. Compt. Rend. de l'Associat. des Anatomistes. Sess. 3. Lyon 1901. pag. 200—208.
42. Lewis, Warren Harmon, Observations on the pectoralis major muscle in man. 10 Fig. Bull. Johns Hopkins Hosp. Vol. 12. Nr. 121—123. pag. 172—177.
43. Maj, A., Contributo alla studio dello sviluppo della muscolatura negli arti: osservazioni sul pollo (*Gallus domesticus*). 1 Taf. Boll. della Soc. med.-chir. di Pavia; comunicaz. fatta nella seduta d. 5 Luglio 1901. (15 pag.)
44. Mall, Franklin B., On the development of the human diaphragm. 45 Fig. Bull. Johns Hopkins Hop. Vol. 12. Nr. 121—123. pag. 158—171.
45. Mariau, Albert, Note sur le rôle de la bandelette externe du „Fascia lata“. 2 Fig. Bibliogr. anat. T. 9. Fasc. 2. pag. 80—91.
46. Parsons, F. G., On the muscled and joints of the giant golden mole. (*Thry-chochloris Aerevelpani*) Proceed. Zool. Soc. London. 1901. Vol. I. P. 7. I. pag. 26—34.
47. Ragnault, Félix, Action du condyle et du muscle temporal sur l'endocrâne. 1 Fig. Bull. et Mém. de la Soc. d'Anthropol. de Paris. Sér. 5. T. 2. Fasc. 4. pag. 398—400.
48. Reinhardt, E., Über den Ansatz der Musculi lumbricales an der Hand des Menschen. Anat. Anz. Bd. 20. Nr. 5.6. pag. 129—134.
49. Spuler, Arnold, Beiträge zur Kenntnis der Varietäten der Gefäße und der Muskulatur der unteren Extremität des Menschen. 3 Taf. Festschr. d. Univ. Erlangen f. Prinzregent Luitpold. Leipzig, A. Deichert Nachf. (10 pag.)
50. Steinhausen, Über die Grenze der Erhebungsfähigkeit des Armes in ihrer physiologischen und klinischen Bedeutung. Deutsche med. Wochenschr. 1901. Nr. 32. S. A. 6 pag.

51. Tentshoff, Ch., Absence congénitale du grand et du petit pectoral. Thèse d doctorat en méd. Paris 1901. 8°.
52. Thompson, Peter, On the Arrangement of the Fasciae of the Pelvis and the Relationship to the Levator ani. Journ. of Anat. T. 35. P. II. Jan. 1901. pag. 12—141. 5 Taf.
53. Tourneux, F., Sur le revêtement endothélial des tendons de la queue des rongeurs. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. T. 53. Nr. 21. S. 676—677.
54. Varaldi, L., Ricerche sulla anatomia comparativa dei muscoli tibiali anterolaterali nell' uomo e nei mammiferi. Il Moderno Zooiatro, Anno 12. Nr. 9.
55. Derselbe, Sulla frequente presenza di elementi cartilaginei nello spessore dei tendini negli animali domestici. Parma, tip. Bodoniana (11 pag.).
56. Derselbe, Su di una speciale disposizione dell' aponeurosi del m. obliquus externus abdominis nei Solipedi e nei Ruminanti. Milano tip. Pagnoni (15 pag.).
57. Weiss, G., Sur une exception apparente de l'adaption fonctionnelle des muscles. Compt. Rend. Soc. Biol. T. 53. Nr. 11. pag. 294—295.
58. Windle, Bertram C. A. and Parsons, F. G., On the Muscles of the Ungulata Part. I. Muscles of the Head, Neck, and Fore-Limb Proceedings of the Zool. Soc of London, Dec. 17. 1901. pag. 656—704. 6 Text-figures.
59. Zuckerkandl, E., Zur Morphologie des Musculus ischiocaudalis. (2. Beitrag. 1 Taf. Sitzungsber. k. Akad. Wiss. Wien Math.-naturw. Kl. Bd. 109. Abd. 3. pag. 661—670. 1901. Sep. Wien, Gerolds Sohn. M. —50.

Die Anordnung des Stoffes zeigt folgende Übersicht:

A. **Morphologie der Muskeln** (phylo- und ontogenetische Entstehung, Vergleichung und Innervierung).

I. Muskeln des Stammes.

a) Kopf und Hals.

b) Rumpf (Rücken, Brust, Bauch, Becken).

Anhang: Sternalis.

II. Muskeln der Extremitäten.

a) obere Extremität.

b) untere Extremität.

B. **Muskel-Mechanik.**

A. Morphologie der Muskeln.

I. Muskeln des Stammes.

a) Kopf und Hals.

Corning (1900, 22) wandte sich der, abgesehen von der Arbeit von Allis (diese Ergebnisse 1899, pag. 17—20), stark vernachlässigten vergleichenden Anatomie der Augenmuskeln zu. Er untersuchte, natürlich unter wesentlicher Berücksichtigung der Innervierung, Selachier, Chimaera, Teleostier, Acipenser, Amia, Salamandra, Rana, Lacerta, Huhn, Säuger (Katze, Hund, Macacus), Petromyzon. — Die

Untersuchung ergab Anhaltspunkte zur Beurteilung der Umwandlung und der Stellung der Augenmuskulatur, insbesondere der Oculomotorius-Muskelgruppe, in der Wirbeltierreihe. Die Frage, welche Zustände des Ursprungs und der Innervation der Augenmuskeln wir als die primitiveren zu bezeichnen haben, beantwortet Corning auf Grund der ontogenetischen Verhältnisse, für die Art der Innervation dahin, dass hier die Selachier für die ursprünglichste Form zu halten seien, dass wir alle Veränderungen in der Verteilung und Lage der einzelnen Nervenäste von dem primitiven Verhalten dort ableiten können. Wir sehen ontogenetisch aus der Oculomotoriuskopfhöhle zwei Muskelaanlagen entstehen, eine dorsale und eine ventrale, denen auch die Teilung des N. oculomotorius in einen dorsalen und einen ventralen Ast entspricht. Diese Äste treten zunächst ontogenetisch an die dem Bulbus abgewandte Fläche der Muskeln heran; dies ontogenetisch primitive Verhalten war unter den untersuchten Formen nur bei Selachiern gewahrt. Veränderungen in Verteilung und Lage der Nervenäste sind auf Verschiebungen zurückzuführen, welche im Ursprung der einzelnen Muskeln, sowie in dem Nerveneintritt Platz greifen. — Welche Zustände der Muskelursprünge als die primitiveren anzusehen seien, ging aus der Untersuchung nicht hervor. Ursprung und Verlauf des M. rectus internus bei Chimaera und Petromyzon hält Corning — im Gegensatz zu Allis — für sekundäre Erscheinungen. Bei niederen Vertebraten (mit Ausschluss von Chimaera und Petromyzon) entspringen die geraden Muskeln von einem Felde, das kaudal und etwas ventral von der Eintrittsstelle des N. opticus liegt. Dies Verhalten lässt sich bei Sauropsiden und Säugern erkennen, obwohl sich hier das Ursprungsfeld von hinten und ventral nahe an die Eintrittsstelle des N. opticus herumlegt und teilweise auf die Scheide desselben übergreift. Die Lage der Augenmuskelpyramide entspricht bei niederen Formen ungefähr der Lage der Oculomotoriuskopfhöhle. Verschiedenheiten im Ursprung der Muskeln sind auf Verschiedenheiten in der Ausbildung des Bulbus, der Orbita, des Gehirns etc. zurückzuführen. Im allgemeinen weisen bei denjenigen Formen, deren Bulbus die Augenhöhle fast vollständig ausfüllt, die geraden wie die schiefen Augenmuskeln ausgedehntere, linienförmige Ursprünge auf, während bei Tieren, deren Augenhöhle eine grössere Tiefe besitzt, die Muskeln näher zusammen, z. T. gemeinsam (Carcharias, Acipenser sturio, Säugetiere) entspringen. Unverkennbar ist eine mit der phylogenetischen Entwicklung einhergehende Zusammendrängung der Ursprünge der Recti um die Eintrittsstelle des Opticus herum, unter Beibehaltung des relativen Lageverhältnisses. — Eine zweite Hauptfrage

ist: Dürfen wir die Homologie der Augenmuskeln in der Wirbeltierreihe aufrecht erhalten oder nicht (Allis)? Der Rectus internus wird bei Selachiern vom dorsalen, bei Ganoiden, Teleostiern, Sauropsiden und Säugetieren vom ventralen Aste des Oculomotorius innerviert. Ferner wird der Rectus inferior bei *Petromyzon marinus* vom Abducens, bei allen anderen Vertebraten vom Oculomotorius versorgt. Corning erklärt nun diese Verschiedenheiten durch Muskelverschiebungen; an der Homologie sei festzuhalten. Über das Wie? und Woher (Warum)? dieser Muskelverschiebungen weiss Verf. allerdings keine Auskunft zu geben. „Durch die Entwicklung der Produkte der ersten Kopfhöhle und ganz besonders auch durch diejenige des N. oculomotorius wird die Ansicht bestätigt, dass wir in demselben ein dorsales Mesodermsegment zu erblicken haben.“ Verf. zieht aus der Untersuchung der fertigen Zustände den Schluss, dass auch die Produkte der Kopfhöhle sich so verhalten wie diejenigen eines Myotoms. Er erblickt in den vom dorsalen Oculomotoriusaste innervierten *Musculi rectus superior* und *rectus internus* der Selachiergebilde, die der dorsalen, — in den vom ventralen Oculomotoriusaste innervierten *Musculi rectus inferior* und *obliquus inferior* Gebilde, welche der ventralen Myotomkante entstammen. Corning vergleicht also den dorsalen und ventralen Ast des Oculomotorius mit der motorischen Portion des R. dorsalis und ventralis eines Spinalnerven. Das Gangl. ciliare wäre als sympathisches dem visceralen Aste des Oculomotorius anzureihen und die Radix brevis als visceraler Ast aufzufassen. — Über die phylogenetische Ableitung des *Obliquus superior* hat C. nicht Neues eruiert. — Auch für die Erkenntnis der Herkunft und der Stellung der Abducensmuskulatur hat die Untersuchung der fertigen Zustände keinen weiteren Aufschluss ergeben. Jedenfalls haben wir es auch hier mit Produkten eines Somiten zu thun, wie die Entwicklung der Muskulatur und ganz besonders auch des Nerven, als eine typische ventrale Wurzel, zeigt. Die Abducensmuskulatur ist im allgemeinen mächtiger ausgebildet, als man es gewöhnlich annimmt. — Durch Ausbildung eines *Retractor bulbi* wird eine bei verschiedenen Klassen auftretende Komplikation geschaffen. Die einfachsten Verhältnisse zeigen die Teleostier; beim Lachs reicht der Ursprung des Rectus externus bis zum ersten Wirbelkörper. Bei Reptilien und Säugern ergeben sich weitere Komplikationen dadurch, dass die durch den N. abducens innervierte Muskulatur sich teils als Rectus ext., teils als *Retractor bulbi* ausbildet.

Die Untersuchungen von H. Rex (1900, 47) zur Entwicklung der Augenmuskeln der Ente bilden die Fortsetzung der Studien über das Mesoderm des Vorderkopfes der Ente (1897, Arch. f. mikrosk. Anat. B. 50). Dieselben beschäftigen sich hauptsächlich mit dem Schicksale der von Rex sogenannten „Kopfhöhlen“. Die vorderste prämandibulare Kopfhöhle ist bei dem Untersuchungsobjekte des Verf. voll entwickelt vorhanden, während die 2. und 3. Kopfhöhle mit dem Verluste der Lichtung mehr oder weniger bedeutende Formveränderungen erlitten haben. Verf. nennt deshalb die Prämandibularhöhle „Kopfhöhle“ schlechtweg. Die Untersuchung betraf Embryonen vom 4. und 5. Bruttage bis zu den Stadien, in welchen die zelligen Anlagen der Augenmuskeln schärfere Umrisse gewinnen. Die Altersbestimmung geschah für jüngere Stadien bis zu 45 Urvirbeln durch Zählung dieser, für ältere durch Messungen des ganzen Embryo und seiner Kopfdurchmesser. — Die wichtigsten Ergebnisse sind folgende. Entwicklung der „Kopfhöhle“. Die Zellen ihrer Wandung erfahren eine allmählich fortschreitende Differenzierung; sie treten schliesslich zu einem deutlichen, niedrigen, fast kubischen Epithel zusammen. Das Epithel der Hinterwand eilt in der Entwicklung allen anderen Wandungsabschnitten voran. — Aus der Vorderwand der Höhle geht unter allmählicher Auflösung des epithelialen Verbandes ihrer Zellen embryonales Bindegewebe hervor, welches lange Zeit grosse Selbständigkeit bewahrt und über dessen schliessliches Schicksal Verf. keine Forschungen angestellt hat. Die Hinterwand der Höhle scheint, soweit sie nicht zu Muskelanlagen in Beziehung tritt, einer einfachen Rückbildung zu verfallen — die Muskelanlagen entstammen jenem Teile des lateralen Höhlenabschnittes, welcher die grösste Tiefe erreicht. Der dorsale Abschnitt der Hinterwand tritt hier in die Bildung der Anlage des M. rectus superior, der ventrale Umfang der Höhle in jene der gemeinsamen Anlage des M. rectus inferior und internus ein. Der Beginn der Entwicklung der ventralen Muskelanlage scheint einzusetzen, bevor das Epithel seiner Bildungsstätte die endgültige Ausbildung erreicht hat. Die Anlage des M. rectus superior dagegen, welcher erst später zur Entwicklung gelangt, besitzt einen Mutterboden von deutlich epithelialelem Charakter. Die Entwicklung des Rectus internus ist bei der Ente ganz verschieden von jener bei den Selachiern, wo der Muskel aus der Hinterwand der Kopfhöhle entsteht (Sewertzoff). — Die Anlage des M. obliquus inferior ist eine selbständige, indessen kann ihre Zugehörigkeit zur Kopfhöhle leicht erschlossen werden. Die Untersuchung gestattet die Annahme, dass derjenige Abschnitt der Höhle, dessen Wand diese Muskelanlage ent-

stammt, bei der Ente zunächst seine Lichtung eingebüsst hat. Im Anschlusse hieran hat dieser Abschnitt auch seinen Zusammenhang mit der Höhle und endlich auch das epitheliale Gefüge der Zellen seiner Wand eingebüsst. — Bei der Rückbildung der Kopfhöhle spielt in erster Reihe das der vorderen Höhlenwand entstammende Bindegewebe eine Rolle, indem es in dieselbe eindringt. Ausserdem aber erfolgt durch die Verlagerung der hinteren Wand als Ganzes (nach vorn) eine Verödung der Lichtung.

Die vergleichende Anatomie der oberen Zungenbeinmuskeln studierte Joseph Chaine (1900, 20) durch die gesamte Wirbeltierreihe hindurch. Er legte u. a. besonderes Gewicht auf das Verhalten der Aponeurosen, auf die Innervation, auf das embryonale Verhalten der Muskeln, welches, abgesehen von den Reptilien, in jeder Klasse untersucht wurde. Die wichtigsten Ergebnisse sind folgende:

1. *Transversus jugularis*. Er erscheint bei den Cyclostomen und kommt bei allen Klassen vor, ausser bei den Knochenfischen, den Anuren und den Schildkröten. Seine Entwicklung ist sehr verschieden bei den einzelnen Arten, seine Bedeutung vermindert sich fortschreitend von den Knorpelfischen bis zu den Säugern, wo er auf den dünnen *M. stylohyoideus* reduziert ist. Er besteht stets aus einer Muskellage mit schrägen oder queren Fasern; er inseriert, je nach den Arten, an verschiedenen Punkten des Skelets, aber nur ausnahmsweise am Körper des Zungenbeins (einige Vögel). Innervation stets vom *Facialis*. Liegt dicht unter der Haut (oder in derselben) und bedeckt immer die ventrale Fläche des *Digastricus*. Bei den Knorpelfischen befestigt er sich an der Aussenfläche der Kiemensäcke, an den Hörnern des Hyoid und an der Mandibula; bei den Amphibien nur an den *Cornua hyoidea* und *Mandibulae*, bei den Reptilien nur noch an letzteren, bei den Vögeln sitzt er noch am Zungenbein, bei einigen ausserdem noch am Schädel, bei Säugetieren ausschliesslich am Schädel (*Proc. styloides*). Also allmähliche Verkleinerung des Ursprungsgebietes, bei höheren Vertebraten Tendenz nach dem Schädel. Der *M. transversus jugularis* verliert überhaupt seine Bedeutung bei höheren Tieren. Sein hinterer Teil verschwindet, die vordere Partie bleibt, wie gesagt, allein übrig als *M. stylohyoideus*. Hierfür sprechen u. a. Varietäten beim Menschen, sowie embryologische Thatsachen, auch die Innervierung. — Vielfach hat man den *Transversus jugularis* mit dem *Mylohyoideus* verglichen, ihn als *Mylohyoideus posterior*, *obliquus* etc. bezeichnet. Dies ist schon wegen der Innervation nicht zulässig. Auch die Bezeichnung *Retractor*

linguae oder R. ossis hyoidei erscheint unzweckmässig. Der Name *Transversus jugularis* ist nach dem Verf. der beste, für alle Klassen der Wirbeltiere anwendbare.

Digastricus (Sternomaxillaris). Nach eingehender Diskussion aller hier in Betracht kommenden Thatsachen kommt Chaine zu dem Ergebnis, dass der Digastricus von dem äusseren Abschnitte des Geniohyoideus abzuleiten ist. Bei Reptilien kann man die Abspaltung eines Bündels des Geniohyoideus beobachten, welches allmählich selbständig wird und dessen hinteres Ende sich nach und nach der Basis cranii nähert. Die Zwischensehne des Digastricus leitet Verf. von einer der *Inscriptiones tendineae* ab, die bei Reptilien bestehen und ihre Existenz der Vereinigung des Digastricus und des Geniohyoideus verdanken. Ein Teil der Säuger hat übrigens statt einer „Zwischensehne“ eine *Inscriptio*. Bei Cetaceen und Edentaten wird der Digastricus durch den *Sternomaxillaris* (besser *Sternomandibularis*, Ref.) ersetzt, — ebenso bei einigen Reptilien. Schwierigkeiten macht die Innervation. Chaine nimmt Veränderung der Innervation (Kampf der Nerven, Eindringen in andere Gebiete) an.

Mylohyoideus. Fehlt bei Cyclostomen, Fischen (excl. *Ceratodus*), Schlangen, Echidna. Wo vorhanden, zeigt er konstante Charaktere. Nerv überall *Trigeminus*. Bei Sauriern, einigen Vögeln und einigen Säugetieren zeigt er zwei Lagen oder Blätter, ein oberflächliches und ein tiefes: *Chamaeleon*, einige Vögel, Igel, Maulwurf, Bos, Gazelle, Schaf (Beziehung zum Digastricus). Bei niederen Vertebraten bestehen keine Beziehungen zum Zungenbeinapparat, ebensowenig bei Vögeln, — besser wäre der Muskel also als *Intermaxillaris*, noch besser (Ref.) als *Intermandibularis* zu bezeichnen. Auch bei einigen Säugern (*Dasypus*, *Myrmecophaga*, Beuteltieren) geht der Mylohyoideus nicht ans Zungenbein. Bei Anuren ist er hinten mit dem *Transversohyoideus* vereinigt. Das Verhalten bei Kaulquappen ergibt, dass die Muskellage, welche von den Autoren bisher als einzig vom Mylohyoideus gebildet, angenommen wurde, aus zwei Muskeln besteht, dem Mylohyoideus und dem *Transversohyoideus* (*Transversalis ossis hyoidei*). Der Mylohyoideus ist ursprünglich paarig und vom *Transversohyoideus* getrennt.

Transversus mandibulae. Fehlt bei Cyclostomen, *Ceratodus*, *Chondropterygiern*, Sauriern, Cheloniern, Crocodiliern und Vögeln, den meisten Säugern; scheint nur bei Nagern vorzukommen. Der Muskel ist unpaar, ohne Raphe; bei Schlangen hat er eine solche. Er wird ebenso innerviert wie der Mylohyoideus. Der *Transversus* ist nie vorhanden, wenn der Mylohyoideus doppelt ist, also ist er wohl als ein

Blatt des letzteren zu betrachten. Er liegt mal ventral, mal dorsal vom Mylohyoideus, ersteres bei Nagern, letzteres bei Betrachiern. Die Entwicklungsgeschichte von *Trutta* und *Rana* lehrt die Anlage von drei übereinander liegenden Blättern des Muskels, von denen später eines atrophiert.

Geniohyoideus und **Geniosternalis** (**Sternomaxillaris**). Bei allen Vertebraten, von den Cyclostomen bis zum Menschen, vorhanden. Die Ausbildung des Muskels bei verschiedenen Ordnungen ist verschieden. Bei vielen Tieren, besonders bei Säugern, ist der Geniohyoideus in mehr oder weniger grosser Ausdehnung mit dem Genioglossus verschmolzen, bei Fledermäusen in der ganzen Länge. Statt des Namens *Sternomaxillaris* schlägt Verf. die Bezeichnung *Geniosternalis* vor, weil schon bei den Säugern ein *M. sternomaxillaris* („sternomaxillaire ou sternomaxillien“) existiert, welcher eine ganz andere Bedeutung hat als dieser.

Den **Maxillolaryngeus** leitet Verf. vom Geniohyoideus ab; er kommt nur bei einigen Reptilien, besonders bei Schlangen, vor. Er verläuft vom Unterkiefer zur dorsalen Fläche der Trachea und kreuzt sich mit dem der anderen Seite. — Der Genioglossus ist nur bei *Mammalia* und Anuren gut entwickelt, er fehlt bei Cyclostomen und Fischen, bei der Mehrzahl der Urodelen, bei einigen Reptilien, bei der grossen Mehrzahl der Vögel — oder er ist sehr dünn und schwach. Überall (ausgenommen Vögel) entspringt er von der Mandibula und endet in der Zunge, bei Vögeln am Zungenbeinskelet. Bei manchen Säugern findet eine Verschmelzung der beiderseitigen Muskeln in einen statt.

Drüners (1901, 19) Untersuchungen zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln der Urodelen (I. Teil) geben eine Darstellung des peripherischen Gebietes des *Facialis*, *Glossopharyngeus*, *Vagus* und *Nervus hypobranchialis* (eine Bezeichnung, die Drüner für den aus Teilen des ersten und zweiten oder ersten, zweiten und dritten Spinalnerven und dem bei Salamander, Triton und *Menopoma* von ihm aufgefundenen spino-occipitalen Nerven gebildeten Nervenstamm gebraucht, welcher die hypobranchiale, spinale Muskulatur der Urodelen versorgt). Der erste Teil umfasst die Bearbeitung der Larvenform und der umgewandelten Form der Salamandrinen: *Salamandra* und *Triton* und der Perennibranchiaten *Menobranchus* und *Proteus*. Der Bericht über *Menopoma*, *Siredon*, *Cryptobranchus*, *Amphiuma* und *Siren* wird im II. Teil in Aussicht gestellt. Der I. Teil enthält

nur vereinzelte Angaben über diese. Drüner zeigt auf Grund eines genauen Studiums der Innervation, dass eine unmittelbare Ableitung der Muskulatur der Schlundbögen der Urodelen von der der Selachier nicht möglich ist, sondern dass komplizierte Verschiebungen stattgefunden haben. So ist die gesamte Facialis-Muskulatur von Glossopharyngeus-Elementen durchsetzt, die dem R. jugularis durch die IX.—VII. Anastomose zugeführt werden. Die hinteren Kiemenerven greifen im dorsalen Bereich in ähnlicher Weise in das Gebiet der nächstvorderen durch Beteiligung an der Versorgung der Kiemenbüschelmuskeln über. Im ventralen Gebiete kommt es zur Rückbildung des motorischen Gebietes des 4. Kiemenbogens bei fast allen Urodelen. Aber auch von dem des 3. und 2. sind nur spärliche Reste vorhanden. An ihrer Stelle dringt der R. recurrens intestinalis vagi in den ventralen Bereich der Kiemenbogens ein und schiebt sich bei Salamandra, Triton und Siredon sogar bis an das Gebiet des Glossopharyngeus vor. Überall ist die ursprüngliche Branchiomerie der Selachier durchbrochen und verwischt.

Im hinteren Bereich der Kiemengegend ist der Nachweis einer 5. Kiemenspalte (7. Schlundspalte) hinter dem Ceratobranchiale bei Triton und Salamandra und einer Anordnung der Muskulatur hinter dem Ceratobranchiale hervorzuheben, welche den Schwund eines 5. Kiemenbogens hinter dem Hyoidbogen, also eines 7. Schlundbogens vor dem primären Kehlkopf-Knorpel wahrscheinlich macht. Drüner weicht damit von der durch Gegenbaur und H. H. Wilder begründeten und von Göppert übernommenen Ableitung der Cartilago lateralis von dem 5. Kiemenbogen-(7. Schlundbogen-)Knorpel ab und spricht die Ansicht aus, dass zwischen dem 4. Kiemenbogen und demjenigen Kiemenbogen, aus welchem die Cartilago lateralis geworden ist, mindestens ein Kiemenbogen verloren gegangen ist, dass im Urodelenstamme nicht ein pentanches, sondern ein heptanches Selachierstadium vorhanden gewesen sein müsse.

b) Rumpf.

Die Frage, ob der M. cucullaris (trapezius) des Menschen ein einheitlicher Muskel sei oder nicht, muss Streissler (55) auf Grund von Untersuchungen an Mensch und Säugetieren verneinen. Die Homologisierung der verschiedenen Portionen des Sternocleidomastoideus macht keine Schwierigkeiten. Beim Menschen wie bei Tieren lässt sich eine Gruppierung in eine oberflächliche und eine tiefe Schicht nachweisen, deren erstere aus einem Sternomastoideus superficialis, Sternocapitalis und Cleidooccipitalis, letztere aus einem Sternomastoideus pro-

fundus und Cleidomastoideus sich zusammensetzt. — Der Trapezius des Menschen und des Affen ist kein einheitlicher Muskel, er besteht aus drei Muskeln, dem Dorsoscapularis superior, inferior und dem Cleido-occipitocervicalis, welch letzterer als fremdes Element sich den beiden Dorsoscapulares angegliedert hat und eigentlich dem Gebiete des Sternocleidomastoideus angehört. Nicht nur die Varietäten, sondern auch das physiologische Verhalten des Trapezius und seiner Teile weisen noch heute auf die ursprüngliche Dreiteilung hin.

Über die Bedeutung des vom *M. pectoralis major* zur Kapsel des Schultergelenks gehenden Sehnenstreifens (*Lacertus fibrosus*) hat Varaglia (1900, 59) Untersuchungen beim Menschen und bei einer Reihe von Säugetieren angestellt. Beim Menschen verlief ein solcher unter 50 Fällen 15 mal vom oberen Rande und von der hinteren Fläche des *M. pectoralis major* als aponeurotische Ausbreitung zu den *Tubercula humeri* und von hier in Form eines fibrösen Stranges oder Bandes zur Gelenkkapsel. Hier oben findet gelegentlich eine Verschmelzung mit den Sehnenfasern des *M. supraspinatus*, selten Endigung im *Ligam. coraco-humerale* statt. Dieser fibröse Streifen ist keine isolierte Sehne, sondern hängt mit der Hinterfläche der Sehne des *Pectoralis major* innig zusammen; die sehnigen Bündel lassen sich event. bis zur *Crista tuberculi majoris*, andererseits in die Sehnenfasern des *Pectoralis* selbst verfolgen, ohne direkt zu diesem zu gehören; sie kreuzen jedenfalls die Faserrichtung der eigentlichen Pectoralissehne quer oder schräg und machen den Eindruck einer im Verschwinden begriffenen Bildung. — Bei Amphibien verharret der *M. pectoralis major* am *Tuberculum majus*, bei höheren Wirbeltieren steigt die Insertion hinab. Der *Lacertus* ist nicht auf den *Pectoralis major*, sondern auf den *P. minor* zu beziehen, also den *Pect. profundus* niederer Tiere. Die Varietäten der Anheftung des *Pect. minor* sind sehr häufig und mannigfaltig. Verf. fand unter 156 Fällen 6 mal Fasern zur *Clavicula*, 4 mal zur Schultergelenkkapsel, 4 mal zum *Labrum glenoideum*, 5 mal zur Sehne des *M. supraspinatus*, 2 mal zum anatomischen Halse des *Humerus*, 3 mal zum *Lig. coracoacromiale*. — Die vergleichenden Untersuchungen erstreckten sich auf eine grössere Reihe von Säugetieren. Die Insertion des *Pect. minor* ist bei verschiedenen Arten und Ordnungen verschieden. Bei manchen Säugetieren vereinigen sich die Sehnen des *Pectoralis major* und *minor*. Spezielle Beschreibung giebt Verf. von dem Verhalten bei Affen, Hund, *Arctomys*, *Sciurus*, *Erinaceus*. — Das Ergebnis lautet: Der *M. pectoralis* inseriert ganz oder zum Teil am *Tuberculum majus* und *minus*, — oder an der

Crista tuberculi majoris oder *minoris* — oder an der Gelenkkapsel, — oder am Schulterblatt (*Labrum glenoideum* und *Spina*) — oder am *Proc. coracoides*. Bei den grösseren der niederen Affen erstreckt sich die Insertion auf fast alle diese Gegenden, bei einigen steht der *Pect. minor* auf dem *Supraspinatus* und dem *Pect. major* in Verbindung. Bei den Anthropoiden lässt sich das Bestreben erkennen, die Ausdehnung der Insertion einzuschränken: beim Chimpanse, Orang und besonders Gorilla nur noch am *Proc. coracoides*. — Der fibröse Streifen vom *Pect. major* zur Schultergelenkkapsel ist sonach als atavistisches Rudiment aufzufassen — es gehört zu den pseudoligamentösen Bildungen (Gegenbaur; vergl. des Ref. Muskel und Fascie, 1880).

Das Verhalten der Bauchmuskel-Aponeurosen unterwarf Ugo Dell' Acqua (1901, 16) einer eingehenden vergleichenden Untersuchung beim Menschen und bei einer grossen Anzahl von Säugetieren. Die Ergebnisse sind folgende:

I. Rectusscheide. Verf. unterscheidet eine eigene, sehr dünne Umhüllung und die starke musculo-aponeurotische Scheide. Zur Bildung der letzteren lässt er auch den *Pectoralis major* teilnehmen und macht auf die intercostalen senkrechten Sehnenzüge aufmerksam, welche oberhalb der 5. Rippe liegen und die Verf. wie Ref. als reduzierte obere Partien des *Rectus* auffasst. Vom Ursprung bis zur ersten *Inscriptio tendinea* ist der Muskel ventral nur von der Aponeurose des *Obliquus externus* bedeckt; zwischen der ersten und der Nabel-*Inscriptio* von der Sehne des *Obliquus externus* und dem ventralen Teile der Sehne des *Obliquus internus*; von hier an bis zum Schambein von der Aponeurose des *Obliquus externus*, den ventralen Teilen der Sehnen des *Obliquus internus* und des *Transversus abdominis*. Dorsal fehlt die Scheide, soweit die Rippen reichen; zwischen *Proc. xiphoides* und Nabel besteht die Scheide dorsal aus den dorsalen Teilen des *Obliquus internus* und dem *Transversus*. Verf. unterscheidet dann eine *Linea semicircularis propria* des *Obliquus internus* von der *Linea semicircularis Douglassi*; zwischen beiden besteht die Scheide aus Elementen des *Transversus*; unterhalb der *Linea Douglassi* fehlt die Scheide nicht ganz, sondern ist nur rudimentär. Das dorsale Blatt des *Obliquus internus*, unterhalb seiner *Linea semicircularis propria*, vereinigt sich nicht mit dem anderen, sondern bleibt dorsal und verschwindet hier allmählich bei allen untersuchten Säugetieren. — Bei den Nagern, Raubtieren, Insektivoren und Primaten, bei denen sich *Obliquus internus* und *Transversus* in eine dorsale und eine ventrale Portion trennen, sind

auch die Lineae semicirculares beider Muskeln voneinander geschieden. — Beim Menschen trennen sich die Fasern der Aponeurose des Obliquus externus in der Nähe der Mittellinie und des Schambeins in zwei Blätter. Das innere Hauptblatt liegt in der Tiefe und bildet nach Durchkreuzung mit dem der anderen Seite einen dreiseitigen Rand, der dorsalwärts zum oberen Pfeiler des äusseren Leistenringes und zum Lig. lacunare geht, ferner nimmt dieses Bündel Teil an der Bildung des Lig. reflexum; so auch bei Primaten und Carnivoren. — Das andere Blatt liegt weiter aussen und oberflächlich, — seine Fasern kreuzen sich in der Mittellinie vor der Symphyse.

II. Ligamentum inguinale. Eine fibröse Arkade zwischen Spina iliaca ant. sup. und Tuberculum pubicum giebt es nicht. In dem Bereiche der medialen zwei Drittel des Sulcus inguinalis erscheint die verdickte Aponeurose des Obliquus externus unter der Form einer Arkade; im äusseren Drittel kommen mehrere Bildungen zusammen: Sehnen des Obliquus externus, Obliquus internus und Transversus, Lig. inguinale. — Die Sehne des Obliquus internus inseriert sich ausser an der Spina il. ant. sup. auch am Labrum int. der Crista iliaca. Der N. cutaneus femoris lateralis trennt sie in eine obere und eine untere Wurzel; dorsal von der oberen liegt die Sehne des Transversus, dorsal von der unteren Wurzel der Ursprung des Lig. inguinale. Dieses geht von hier nach innen und vorn, am unteren Rande des Obliquus externus entlang hängt es mit dem Ursprung des Sartorius zusammen und strahlt in die Aponeurose des Obliquus externus aus, dessen Ansatz am Becken es verstärkt. In den meisten Fällen bilden einige seiner Fasern die Fibrae intercruales. In anderen Fällen kommen diese Fasern nur durch Austausch von Elementen der beiden Pfeiler des äusseren Leistenringes zustande, noch seltener sind es Fasern, welche von der anderen Körperseite herkommen. Am Schambein bildet die Sehne des Obliquus externus das Lig. lacunare, sie setzt sich dann auf das Tuberculum und zum Teil auf den Körper des Knochens fort. Das Lig. reflexum wird von Fasern des unteren Pfeilers derselben Seite und von Elementen des Obliquus externus der anderen Seite gebildet. Das Ergebnis der Untersuchungen am Menschen wird durch solche bei den Säugetieren bestätigt.

III. Fascia transversalis. Hierunter ist die „dorsale“ Fascien-Bekleidung des M. transversus zu verstehen. Oben geht sie in die dünne Fascie des Zwerchfells über, nach innen hin hängt sie mit der hinteren, noch nicht gespaltenen Aponeurose des Transversus zusammen, nach vorn verschmilzt sie mit der Insertionssehne des Transversus (hinter dem Rectus, bis zum Schambein hin), nach unten geht sie zum Labrum

internum der Crista iliaca und zur Fascia iliaca. Die hintere Wand des Leistenkanals wird von drei fibrösen Schichten gebildet, von der kaudalen Aponeurose des Obliquus internus, von der kaudalen Aponeurose des Transversus und von der Fascia transversalis. Der Obliquus internus besitzt eine kaudale Aponeurose auch bei den Nagern, Raubtieren und Primaten, — der Transversus bei den Perisso- und Artiodactyla, Nagern, Raubtieren, Insektivoren und Primaten. — Das „Septum femorale“ gehört nicht zur Fascia transversalis; es ist eine selbständige Bindegewebsbildung zwischen Vena femoralis und Lig. lacunare. — Die Falx aponeurotica inguinalis ist ein Teil der kaudalen Aponeurose des Transversus; sie bildet einen fibrösen Rand, zu dem die tieferen und medialeren Muskelfasern des Transversus hinziehen. Nur mit der kaudalen Aponeurose des Transversus hat zu thun das Lig. iliopubicum von Thompson. Es besteht aus den transversalen Fasern der Aponeurose. Das „Lig. interfoveolare“ liegt nach dem Verf. nur in der dritten Schicht der hinteren Wand des Leistenkanals, d. h. in der Fascia transversalis; es setzt sich aus Fasern des äusseren Pfeilers der Linea semicircularis des Transversus zusammen. Es existiert nach Dall'Aqua bei anderen Säugetieren nicht und ist auch beim Menschen nur selten. (Verf. Max Hofmann und Gilis, Ref.) — Die kaudalen Teile des Obliquus internus und Transversus sind während der ersten Lebensjahre vorwiegend muskulös. Der „M. interfoveolaris“ und die anderen gelegentlich in der hinteren Wand des Leistenkanals vorkommenden Muskelbündel stellen einen Rest des primitiven Zustandes der beiden Muskeln dar. — Für diese Auffassung sprechen auch die vergleichend-anatomischen Untersuchungen; beim Igel ist der kaudale Abschnitt des Obliquus internus vollständig muskulös und beim Rinde wird die kaudale Aponeurose des Transversus von zahlreichen Muskelfasern bedeckt. Der M. interfoveolaris kommt nach dem Verf. in 9% vor; meist liegt er in der Ebene des M. transversus, seltener in der des Obliquus internus. In der Mehrzahl der Fälle verläuft er schräg über die sehr schwache, dünne Stelle der Fascia transversalis. Die Bildung einer Hernie kann er nicht verhindern.

IV. Über die „hintere Aponeurose“ des M. transversus, weniger missverständlich: die dorsale Ursprungssehne des Transversus (Ref.), bringt Verf. nichts Neues von Bedeutung; sie entspringt bei Säugetieren wie beim Menschen vermittlels der bekannten zwei Blätter von den Dorn- und Querfortsätzen.

Das Verhalten der Bauchmuskeln im Bereiche der inneren (medialen) Leistengrube studierte Max Hofmann in Graz (1901, 31). Von den verschiedenen in den letzten Jahren erschienenen Darstellungen der schwierigen Verhältnisse in dieser Gegend ist dies die klarste und genaueste, aber trotz der relativ grossen Anzahl untersuchter Leichen (30; 24 M. 6 W.) wohl noch immer nicht alle Varietäten und Übergänge erschöpfend. Zeigten sich doch sogar Verschiedenheiten zwischen rechts und links in demselben Körper.

In beinahe der Hälfte (14; 9 M. 5 W.) der Fälle, in $\frac{5}{6}$ der weiblichen Fälle fehlte überhaupt jede Spur von Muskulatur in der Wand der inneren Leistengrube. Auf Grund der genauen Untersuchung bei Menschen verschiedenen Alters, sowie bei Tieren, kommt Verf. zu folgenden Ergebnissen. Wenn hier überhaupt Muskulatur vorhanden ist, so gehört sie dem *Obliquus internus* oder dem *Transversus* oder beiden Muskeln gemeinsam an, — oder es liegt (selten) ein unterhalb der *Fascia transversalis* gelegener, dieser zugehöriger Muskel vor, welcher als „*M. tensor fasciae transversalis*“ bezeichnet werden kann. Die vom *Obliquus internus* und *Transversus* kommenden Elemente stammen von der „*Pars pubica*“, d. h. der Schambein-Insertion dieser Muskeln. Verf. meint nun, man könne mit demselben Rechte, wie man Teile des *Obliquus internus* und *Transversus* als „*Cremaster*“ zusammenfasst, auch die der medialen Leistengrube angehörigen Teile dieser Muskeln auf den Vorschlag von His als „*M. interfoveolaris*“ bezeichnen. Die einzelnen Zahlen für die individuellen Schwankungen sollen hier nicht wiedergegeben werden, da wie gesagt für Prozentsätze die absoluten Zahlen noch zu klein sind.

Aufklärung über die individuell verschiedenen Zustände beim Menschen giebt das Verhalten bei Tieren.

Bei Nagern sind *Obliquus internus* und *Transversus* im Bereiche des Leistenkanals noch ganz fleischig; bei Carnivoren ist der mediale Anteil der Muskeln, welcher zur Rectusscheide wird, bereits sehnig, der laterale Abschnitt der Scheide jedoch noch muskulös; bei Affen hat besonders der *Transversus* eine bereits sehr breite Sehne, der *Obliquus internus* reicht etwas weiter als beim Menschen muskulös an den Rectusrand heran. — Beim Menschen entwickelt der *Transversus* regelmässig in grösserer Entfernung vom Rectusrande seine Sehne. In deren unterem Anteil können sich Muskelfasern in sehr verschiedener Ausbildung erhalten, die dann den *M. interfoveolaris* bilden. Dies wäre also als *Atavismus* aufzufassen. Der inguinale Abschnitt des *Transversus* ist überhaupt beim Menschen sehr variabel. Fälle, wo der Muskel als Be-

standteil des Cremastersackes durch den Leistenkanal vollständig ausgestülpt war, hat Hofmann nicht beobachtet, und leugnet er ihr Vorkommen deshalb, worin Ref. ihm allerdings, auf Grund eigener Erfahrungen, nicht beistimmen kann. — Von dem extremen Fall, wo der Transversus „fast von der ganzen Länge des Lig. inguinale“, bis zu jenen Fällen, wo seine tiefsten Bündel vom Darmbeinkamm kommen, giebt es alle Übergänge. Oft ist der Muskel im unteren Teile stark verdünnt, „aufgelockert“, sodass eine deutliche Trennung vom Obliquus internus nicht immer leicht möglich ist. Ja es kommen direkte Übergänge vom Obliquus internus zum Transversus vor.

Der Obliquus internus des Menschen ist gleichfalls reduziert. Im Bereiche der Fovea inguinalis medialis ist er in etwa der Hälfte der Fälle durch sehnige Bündel ersetzt, welche der Fascia transversalis aufliegen, und auch diese können fast ganz schwinden. — In anderen Fällen wieder erhalten sich die Muskelbündel, welche sich am Schambeinkamm mit ganz kurzen Endsehnern festsetzen und durch ihre Beziehungen zur hinteren Wand des Leistenkanals zum M. interfoveolaris werden, den sie allein — oder gemeinsam mit Transversusfasern bilden. Die unterste Partie des Obliquus wird beim Menschen bekanntlich zum Cremaster.

Der Rectus ist bei allen Tieren relativ breiter als beim Menschen, sodass seine Insertion sich über den ganzen Schambeinkamm bis zur Eminentia iliopectinea erstrecken kann. Während bei Nagern und manchen Carnivoren der Muskel bis zum Ansatz rein muskulös ist, und der Samenstrang an seinem lateralen Rande in die Bauchhöhle tritt, ist beim Bären ein Teil der Muskulatur am lateralen Anteil des Muskels bereits zum Schwunde gekommen: der Rectus entwickelt eine kurze laterale Endsehne, welche sich mit der vor ihr gelegenen Aponeurose des Transversus vor dem Ansatz am Knochen meist innig vereinigt. Am lateralen Rande dieser Sehne verläuft der Samenstrang. — Bei Affen, wo die medialen Anteile des Muskels noch rein fleischig inserieren, ist die laterale Rectussehne schon stärker entwickelt. Auch sie wird vom seitlichen Rande der Transversussehne — von der sie sich nur schwer trennen lässt — etwas überragt, sodass der Samenstrang zu ihrem lateralen Rande keine direkten Beziehungen mehr hat.

Beim Menschen ist bekanntlich Regel, dass der ganze Rectus sehnig inseriert, die Sehne ist aber sehr variabel, besonders in ihrem lateralen Teil. Bald ist dieser schmal, bald breit; er liegt dem zum Becken gehenden Teil der Transversussehne von hinten innig an und bildet mit ihm die Falx inguinalis. Dieser Teil der Falx ist also vom

vergleichend - anatomischen Standpunkte aus als umgewandelter M. rectus anzusprechen.

Gegenüber den in der Litteratur vorhandenen verschiedenen Angaben oder Auffassungen und den herrschenden Unklarheiten hält es so Verf. für das beste, Rectus- und Transversus-Sehne in ihrer Verbindung als „Falx inguinalis“ zusammenzufassen. Beide Muskeln beteiligen sich an ihrem Aufbau, die quantitative Beteiligung ist aber individuell sehr schwankend, indem oft nur die Sehne eines Muskels, am häufigsten aber der beiden in wechselndem Verhältnis — ihre Grundlage bilden.

Ein Studium der Litteratur beweist, zu wie verschiedenen Anschauungen über den M. interfoveolaris das Zusammenwerfen der dem Obliquus internus oder dem Transversus zugehörigen Muskelbündel mit dem der Fascia transversalis geführt hat, — dass also vor allem eine scharfe Trennung dieser beiden, der medialen Leistengrube ganz oder zum Teil angehörenden Muskeln nötig ist. Präpariert man von hinten her die einzelnen Schichten, welche die Wandung der medialen Leistengrube und damit auch die hintere Wand des Leistenkanals aufbauen, so kommt man nach Fortnahme des Bauchfells und des subperitonealen Zell- und Fettgewebes zunächst auf die Fascia transversalis. Diese ist im Bereiche der medialen Leistengrube gewöhnlich sehr schlecht entwickelt. Nur der die laterale Begrenzung dieser Grube bildende, unmittelbar nach innen von der inneren Öffnung des Leistenkanals gelegene Anteil der Fascie ist zuweilen durch Faserzüge, welche zum Schambein herabziehen — Lig. interfoveolare — verstärkt. Dieses Band kann Muskelfasern (M. tensor fasciae transversalis) enthalten, die sich aber auch medial davon, im Bereiche der medialen Leistengrube selbst, innerhalb der Fascie vorfinden können. — Präpariert man die Fascie ab, so stösst man in einer Reihe von Fällen auf den zum Schambein herabsteigenden Anteil der Transversusehne. Diese kann Muskelfasern — „M. interfoveolaris“ — enthalten. Die von dem untersten Anteil der Transversusehne und der Rectusehne gebildete Falx inguinalis ist bald sehr schmal, bildet dann nur die innere Begrenzung der medialen Leistengrube — und im Bereiche dieses findet sich dann kein dem Transversus angehörender Teil — bald ist sie so breit, dass ihr lateraler Rand unmittelbar an das Lig. interfoveolare anschliesst. — Im letzteren Falle muss die Wandung der medialen Leistengrube bedeutend stärker sein, als im ersteren. Aber auch beim Fehlen von Transversuselementen kann die hintere Wand des Leistenkanals durch Sehnen- und Muskelbündel, welche dem Obliquus internus angehören — und die dann auch einen „M. inter-

foveolaris“ darstellen — verstärkt werden: „Pars publica“ des Obliquus internus. Fehlt diese, und sind gleichzeitig Falx inguinalis und Lig. interfoveolare schlecht entwickelt, so wird die Wand der inneren Leisten-grube nur von der Fascia transversalis und dem Bauchfell gebildet.

Ausser Dall' Acqua und Hofmann hat sich auch Gilis (1901, 27) in Montpellier mit dem Verhalten der Aponeurose und „Bänder“ in der Regio inguino-abdominalis beschäftigt. Nach Gilis erscheint das Lig. interfoveolare (Hesselbach) von Fasern gebildet, welche von der Linea Douglasi derselben Seite kommen, welche aber der Aponeurose des Transversus der anderen Seite entstammen. — Die Falx inguinalis (das sog. Henlesche Band) liegt vor der Fascia transversalis, in der Ebene des Rectus und ist als eine seitliche Ausbreitung von dessen Sehne aufzufassen. Sie kann indes auch einige Fasern von der Aponeurose des Transversus erhalten. — Das Lig. iliopubicum (Thompson) verläuft von der Innenseite der Spina iliaca anterior superior und ihrer Nachbarschaft zum Tuberculum pubicum. Zahlreiche Fasern gehen aber weiter und vereinigen sich hinter dem Rectus mit dem Adminiculum lineae albae, — andere enden im Lig. Gimbernati. Das „Band“ besteht also aus den tiefsten Fasern des unteren Randes der Aponeurose des Obliquus externus; es ist ein integrierender Bestandteil dieses Randes.

Die „vereinigte Sehne“ entsteht durch Verschmelzung der Aponeurosen des Obliquus internus und des Transversus; ihre Begrenzung ist mehr oder weniger künstlich. Ihr Ansatz findet an der vorderen Fläche des Schambeins, am Tuberculum und am Arcus cruralis statt. Der äussere Rand — nicht mit dem Henleschen Bande (Falx inguinalis) zu verwechseln, — ist konkav nach aussen und unten und bildet die innere Grenze des bekannten Locus minoris resistentiae für die Hernien.

Die Fibrae arciformes (intercrurales) teilt Gilis in zwei Gruppen, eine äussere und eine innere. Die äussere besteht aus „direkten“ Fibrae arciformes, welche vom Obliquus externus derselben Seite stammen; die innere Gruppe wird von den vom Referenten bereits 1883 beschriebenen gekreuzten, d. h. von der anderen Körperseite her kommenden Fasern gebildet.

Ref. möchte zum Schlusse, auf Grund seiner 30jährigen Präpariermal-Erfahrung, doch immer wieder auf die grossen individuellen Verschiedenheiten hinweisen, welche gerade in dieser Gegend auftreten, wo die Verhältnisse infolge der Aufrichtung des Menschen noch

relativ jung sind und neben ganz alten Einrichtungen (vgl. andere Säuger) eine Reihe neuer entstanden oder wohl noch in der Entwicklung begriffen sind!

Als ein wichtiger Beitrag zur Diaphragma-Frage ist die unter Fürbringer entstandene Arbeit von Wolff von Gössnitz (1901, 28) zu bezeichnen. v. Gössnitz untersuchte Ursprung und Verlauf des N. phrenicus mit besonderer Rücksicht auf dessen Beziehungen zum N. subclavius. Ausser Säugetieren wurden auch Reptilien, besonders Hatteria, berücksichtigt. — v. Gössnitz giebt als Ergebnis seiner neurologischen Forschungen eine grosse (Quart-) Tabelle über das Verhalten der Wurzeln der Nervi phrenicus, subclavius, descendens, thoracici anteriores und Plexus brachialis bei 28 Säugetierspecies, darunter zwei Exemplare von Homo (Kind). Da schon wegen des Formats eine Wiedergabe der Tabelle hier unmöglich ist, giebt Ref. wenigstens den zusammenfassenden Auszug, welcher Anschluss und Ergänzung der betreffenden Nervenwurzeln gut veranschaulicht, mit kleinen Veränderungen redaktioneller Art hier in Form einer Tabelle wieder.

Nerven	Zahl der Individuen	Cerebr. XII	Cerv. 1	C ₂	C ₃	C ₄	C ₅	C ₆	C ₇	C ₈	D ₁	D ₂
Descendens hypoglossi	40	?	40	40	28	5						
Phrenicus	57				19	46	53	34	4			
Subclavius	57					2	25	48	26			
Thoracici anteriores	35						9	30	35	35	35	1 (23?)
Plexus brachialis	50					21	41	50	50	50	50	35

Hiernach nimmt der Phrenicus einen starken Anteil am Plexus brachialis und dehnt sich — was für die Beziehung zum N. subclavius wichtig wird — auf mehr (drei) Segmente aus als dieser (zwei); ausserdem gehört er im wesentlichen höheren Wurzelgebieten an. Er kann aus zwei bis vier Spinalnerven kommen; niemals fand v. Gössnitz ihn zu einem allein gehören, wie Luschka angiebt.

Die Nervi intercostales beteiligen sich nicht an der motorischen Innervation des Zwerchfells. Ihre „Zwerchfell“-Äste sind stets sehr klein und endigen auf der Oberfläche des Muskels, ohne Beziehung zu dessen Fasern. Sie sind sensibel oder vasomotorisch. Cavalis Angaben,

über welche früher an dieser Stelle berichtet wurde, sind sonach v. Gössnitz zufolge irrtümlich.

Betreffs der Beziehungen zwischen N. phrenicus und N. subclavius wurde folgendes festgestellt:

1. Beide Nerven gehören zu den ventralsten und der Mittellinie des Körpers nächsten Nerven des Plexus brachialis und cervicalis an ihrem Austritt aus dem Intervertebralloch. Eine entsprechende Lage zeigen doch der sich kranial anschliessende Descendens und die sich kaudal anschliessenden Thoracici anteriores.

2. Wenn Wurzeln beider Nerven von einem N. cervicalis entspringen, so liegen sie oder hängen sie zusammen.

3. Der N. phrenicus entstammt höheren und zahlreicheren Segmenten, als der N. subclavius. (Vgl. oben.)

4. Von allen Nerven, welche zu quergestreiften Muskeln gehen, hat der N. subclavius die engste Beziehung zum N. phrenicus.

5. Bei Beziehungen beider Nerven treten meist mehr oder weniger lang ausgezogene „Schlingen“ auf.

Aus alledem geht hervor, dass zwischen N. phrenicus und N. subclavius, damit also auch zwischen den betreffenden Muskeln, eine sehr nahe Verwandtschaft besteht.

Verf. untersuchte nun durch die Reihe der Säugetiere hindurch den M. subclavius oder seine Homologa, welche, z. B. bei Fehlen des Schlüsselbeins, nicht immer festzustellen waren. Als Ergebnis stellt v. Gössnitz hin, dass er den M. subclavius nicht eigentlich als Teil der Pectoralis-Muskulatur betrachten möchte; er scheine sich, da bald Innervierung vom Phrenicus, bald von Thoracici anteriores überwiege, vermittelnd zwischen diese beiden Muskelgruppen einzuschieben, — als tiefer Seitenteil der Pectoralis-Muskulatur. Manchmal scheint der M. subclavius, — oder auch der Scalenus anticus — thatsächlich zu fehlen, oder aber in der Pectoralis-Muskulatur aufgegangen zu sein. Ferner scheint der Subclavius, gemeinsam mit dem Diaphragma, in Beziehung zum Scalenus anticus und den Musculi longi colli et capitis zu stehen. Jedoch sind diese letztgenannten Muskeln aus der „Diaphragma-Frage“ auszuscheiden.

Als Ausdruck der verschiedenen Beziehungen zwischen Diaphragma, M. subclavius und den Nachbarmuskeln giebt Verf. folgende Tabelle;

C ₁	Descendens cervicalis		(Longus colli et capitis)
C ₂	Sterno-thyreoidaeus	Omo-hyoideus	
C ₃	Sterno-costal-Teil		Scalenus anticus, zum Teil auch Longus colli
C ₄	Diaphragma	Subclavius	
C ₅	Lumbalteil		
C ₆	(Pectoralis major	(Pectoralis minor)	
C ₇	zum Teil)		
C ₈	N. thoracici anteriores		
Mittellinie	Intercostales interni Rectus prof.		(Subcostalis) Transversus

In der Zusammenfassung behauptet Verf. folgendes:

1. Die nähere Beziehung zwischen dem N. descendens und dem N. phrenicus, somit eine direkte seriale Homologie des M. diaphragmaticus mit der tiefen Zungenbein-Muskulatur (vgl. Kohlbrugge).

2. Die nähere Beziehung zwischen dem N. phrenicus und dem N. subclavius (siehe oben), wonach zugleich der M. subclavius einem Teile des M. diaphragmaticus und zwar als Rectus profundus lateralis serial homolog ist.

3. Die Zweiteilung des Diaphragmas, infolge des Vorkommens von doppelten Nervi phrenici, getrennter Innervation des Sternocostal- und des Lumbalteiles — und anderer hierher gehörigen Momente — in den älteren Sternocostal- und den jüngeren Lumbalteil.

4. Die scheinbar direkte Beziehung zwischen M. omohyoideus und M. subclavius — beide dem Rectus profundus lateralis zugehörig — offenbar zustande gekommen durch das „Convergenz-Reversions-Prinzip“; beide Muskeln sind jedoch seriale Homologa.

5. Die Beziehung zwischen N. phrenicus, N. subclavius und Nervi thoracici anteriores (neben dem N. supracoracoideus der Monotremen etc.), wonach ein Teil der N. thoracici anteriores für eine seriale Homologie zwischen ihm und dem N. phrenicus und N. subclavius in der Richtung nach den Intercostales hin in Anspruch zu nehmen ist (zum Teil nach Eisler).

6. Die Beziehung zwischen den genannten Nerven und Muskeln, speziell dem Hypoglossus, Descendens cervicalis, Phrenicus und Subclavius einerseits, dem Longus und Scalenus anticus andererseits (z. T. nach Bolk).

(Die systematische Unterbringung in das Rectussystem lehnt sich an Maurer, Fürbringer, Gegenbaur an.)

Die Befunde bei *Hatteria* fasst v. Gössnitz folgendermassen zusammen: Für das Gebiet des N. phrenicus der Mammalia kommen auch dort die Nervi cervicales 3—6 in Betracht; entweder sind die homologen Nerven und Muskel verschwunden, dann wären Musculi longi bei Mammalia und Reptilien identisch, — oder die betreffenden Elemente sind im Longus von *Hatteria* zu suchen, dann ist dieser hier homolog dem Longus der Säuger plus dem Diaphragma. — Weitere seriale Homologien sind in den N. cervicales inferiores (C_7-C_9) enthalten, die wieder zusammen mit dem N. pectoralis und dem ventralen Teile des N. supracoracoideus den Nervi thoracici anteriores (+ subclavius) der Säuger entsprechen würden.

Im Fortgange der Untersuchungen wurde aber dem Verf. die geringe Verwandtschaft zwischen Säugern und Reptilien immer klarer, und so kämen wir denn auch hier (vgl. das Skelet, Ref.) wieder auf die Amphibien zurück!

Betreffs des Centrum tendineum des Zwerchfells fand v. Gössnitz bei allen untersuchten Muskeln, dass sowohl die perikardialen Verwachsungsgrenzen als auch die Ansatzlinien der Pleura-Duplikaturen am Zwerchfell sich durchaus nicht mit den Konturen des Centrum tendineum decken; bei einigen Säugern fehlt das Centrum tendineum bekanntlich ganz. Es darf somit nicht als „Perikardialteil“ des Zwerchfells angesehen werden!

Trotzdem will Verf. nicht der Gegenbaurschen Theorie entgegenreten, nach welcher der Herzbeutel bei der Entstehung des Zwerchfells die vermittelnde und entscheidende Rolle gespielt hat. Er behauptet — in Anlehnung an die Arbeiten von Ruge und Tanja — dass das von den Säugetieren erworbene Zwerchfell im Laufe der Zeit seine direkten Beziehungen zum Herzbeutel aufgegeben habe, um dieselben erst sekundär, bei der Aufrichtung des Körpers und der damit Hand in Hand gehenden Thorax-Verkürzung bei den höchsten Primaten, mit Einschluss des Menschen, wiederzugewinnen.

Auf Anregung von Waldeyer hat Otto Kalischer (1900, 31) am anatomischen Institut zu Berlin umfangreiche Forschungen über die Urogenital-Muskulatur des Dammes, mit besonderer Berücksichtigung des Harnblasenverschlusses, angestellt und dieselben in einem mit zahlreichen Textabbildungen und 33 photographischen Tafeln ausgestatteten Werke veröffentlicht. — Die Arbeit zerfällt in folgende Abschnitte: I. Die quergestreifte Muskulatur der Harnröhre

beim Manne; a) beim männlichen Kinde, b) beim erwachsenen Mann. — II. Die quergestreifte Muskulatur der weiblichen Harnröhre; a) beim weiblichen Kinde, b) beim erwachsenen Weibe. — III. Die glatte Muskulatur der Harnröhre beim Manne und Weibe. — Die wichtigeren Ergebnisse sind folgende:

I. a) Männliches Kind. Die Pars membranacea und die Pars prostatica sind von einer einheitlichen, im wesentlichen ringförmig verlaufenden Muskulatur umgeben, der Ring ist indes hinten nicht vollständig geschlossen. Diese grosse, innig zusammenhängende, einheitliche, nicht durch Fascien oder stärkere Bindegewebsscheiden getrennte Muskulatur nennt Verf. *M. sphincter urogenitalis*. Der vom Verf. früher gebrauchte Name *M. urethralis* (Gegenbaur) ist nicht umfassend genug, um auch den Verhältnissen beim Weibe Rechnung zu tragen. Der Verlauf des Sphincter urogenitalis erfährt durch die Nachbarorgane am Anfang und am Ende gewisse Modifikationen, während der Verlauf in der Mitte ein gleichmässiger ist. Nach unten zu bewirkt besonders der Bulbus urethrae und die Cowperschen Drüsen nach oben zu die Prostata Veränderungen. Hiernach kann man drei Abschnitte trennen: Pars anterior s. Cowperica, Pars media und Pars posterior s. prostatica. In der Pars anterior schliesst der Sphincter urogenitalis die Cowperschen Drüsen ein, indem er sie mit seinen oberflächlichsten Schichten umgiebt. Diese Muskelzüge gehen vor der Harnröhre zum Teil nicht, wie der übrige Muskel, ringförmig ineinander über, sondern enden frei, durchkreuzen sich und bilden eine dreieckige Muskellamelle, deren nach vorn gelegene Spitze häufig einen feinen Ausläufer bis an die Corpora cavernosa penis sendet. Dieser Teil liegt im Arcus pubis und gehört der Pars membranacea der Harnröhre an. In nahe Beziehung zu ihm und den Cowperschen Drüsen treten den Arcus pubis quer durchziehende Muskelzüge, über welche als „*Transversus perinei profundus*“ die bekannten Differenzen betreffs ihrer Lage und ihres Verhaltens zur Harnröhre bestehen. — In der Pars media zwischen Cowperschen Drüsen und Prostata umgeben die Muskelfasern des *M. sphincter urogenitalis* die Harnröhre ringförmig; der Ring ist vorn geschlossen, hinter der Harnröhre dagegen setzen sich die frei endenden Muskelfasern am Centrum perineale (Waldeyer) an; auch dieser Abschnitt des Muskels liegt in der Pars „membranacea“ urethrae. — Der dritte Teil des Sphincter urogenitalis gehört der Pars prostatica an. Der Muskelring ist hier hinten durch die Prostata unterbrochen, während die vordere Fläche der Drüse vom Muskel kappenförmig bedeckt wird = Henles „*Sphincter vesicae externus*“. (Das „Centrum perineale“ ist identisch

mit dem central point der Engländer, Henles Septum transversum musculorum perinei und Holls Centrum tendineum perinei.)

I. b) Beim männlichen Erwachsenen besteht keine prinzipielle Abweichung gegenüber den Befunden beim Kinde, die Modifikationen sind allein auf das Wachstum der Nachbarorgane zurückzuführen. Hier sind zu nennen: Bulbus urethrae, Prostata, weniger die Cowperschen Drüsen. Durch das Vordringen der Drüsen gegeneinander wird die Pars media des Muskels mit der betreffenden Strecke der Urethra selbst verkleinert. Ferner rückt beim Erwachsenen der After mit seiner Muskulatur höher in das Becken hinauf, mehr in den Arcus pubis hinein. Der anschwellende Bulbus drängt den Anfangsteil des Sphincter urogenitalis und die Musculi urethro-transversales samt den Cowperschen Drüsen nach oben; der sich in den Arcus pubis „einsenkende“ Anus drängt die betreffenden Muskeln nach vorn; so verlieren Sphincter urogenitalis und M. urethro-transversalis ihre getrennte Anordnung, welche sie bei Kindern besitzen, daher die Konfusion beim Erwachsenen. Ausserdem ist noch das Wachstum des knöchernen Beckens zu beachten, welches sich in einem Zuge auf die innerhalb des Arcus pubis gelegene Ringmuskulatur äussert. — Am Levator ani unterscheidet Kalischer prärektale, rektale und postrektale Muskelfasern. Die prärektalen kann man in oberflächliche und tiefe trennen. Erstere gehen vor dem Rectum zur Haut des Darmes und enden im Centrum perineale mit sehnig-elastischen Fasern, die tiefen prärektalen Züge umfassen die Prostata und den anschliessenden Teil der Pars membranacea urethrae. Eine „Pars urethralis“ kann man aber bei Kindern nicht unterscheiden, und so erscheint es auch für den Erwachsenen nicht angezeigt, eine derartige Abtrennung vorzunehmen. Eine Verbindung mit dem M. sphincter urogenitalis (s. o.) besteht nicht. Auch zwischen Sphincter ani externus und Levator ani kommen niemals muskulöse Verbindungen vor.

II. a) Die quergestreifte Harnröhrenmuskulatur beim weiblichen Kinde. Die Harnröhre wird hier von zwei Muskelsystemen umfasst. Der Bulbocavernosus umzieht in weitem Bogen die Harnröhre und zwar umkreist er ihr vorderstes Drittel. Die übrigen zwei Drittel der Harnröhre werden von dem eigentlichen quergestreiften Ringmuskel, dem Sphincter urogenitalis, umschlossen. Dieser stellt eine einheitliche zusammenhängende Muskelmasse (wie beim Mann) dar; jedoch kann man zwei Abschnitte unterscheiden, die Pars urethro-vaginalis, in welcher der Ringmuskel gleichzeitig Urethra und Vagina umgiebt, — und die Pars urethralis, in welcher die Harnröhre allein von dem quergestreiften Muskel umschlossen wird. Der erstere Abschnitt umgiebt das vordere

und mittlere, der andere das hintere Drittel der Harnröhre. Bulbocavernosus und Sphincter urogenitalis sind nicht so scharf wie beim Manne voneinander geschieden. Es scheinen hier noch Differenzierungsvorgänge stattzufinden, worauf auch die Mannigfaltigkeit der an der Übergangsstelle sich findenden Zustände hinweist. — Es folgt nun eine Vergleichung zwischen Sphincter urogenitalis bei Mann und Weib, ein Kapitel über die *M. anotransversales* (*M. transversus perinei superficialis aetiorum*) und eine schematische Darstellung des Verlaufs der quergestreiften Harnröhrenmuskulatur des weiblichen Kindes an der Hand von Abbildungen. Für alle diese und andere Abschnitte des Werkes, wo Verf. sich direkt auf Abbildungen bezieht, muss natürlich auf das Original verwiesen werden.

II. b) Die quergestreifte Harnröhrenmuskulatur des erwachsenen Weibes. Bei Nulliparae finden sich keine wesentlichen Abweichungen gegenüber dem kindlichen Typus. Hier wie dort kann man eine *Pars urethrovaginalis* und eine *Pars urethralis* des Sphincter urogenitalis unterscheiden. Auch beim Weibe (s. o. Mann) rückt der Anus mit seiner Muskulatur tiefer in das Becken hinein, nähert sich mehr der Harnröhre und Scheide. Die Fasern des Sphincter urogenitalis umgreifen allmählich gegen die Blase hin immer kleinere Abschnitte der Scheide. Die *Pars urethralis* des Sphincter erfährt auch bei Frauen, welche geboren haben, kaum Veränderungen. Die *Pars urethrovaginalis* verändert sich durch die Geburt sehr und liefert sehr unklare Bilder, da die Muskelzüge mit Blut imbibiert oder die Querstreifung durch Atrophie undeutlich geworden ist. Ferner sind die Schwellkörper vergrößert, wodurch die Anfangsteile des Sphincter urogenitalis, wo er Scheide und Harnröhre gemeinsam umgiebt, verändert werden. Die Ringform des Muskels ist schwer, durch gewöhnliche Präparation an multiparen Leichen überhaupt nicht zu erkennen, besonders nicht der Umstand, dass die Muskelfasern von der Scheide aus auch die Harnröhre mit umfassen. — Grosse Schwierigkeiten bereitet die Untersuchung der *M. urethro-transversales* (*M. „transversus perinei profundus“*). Während beim männlichen Kinde diese Muskeln vollkommen ausgebildet und von der Nachbarschaft differenziert sind, sucht man beim weiblichen Kinde vergeblich nach solchen distinkten querverlaufenden breiten Muskelzügen. Nur selten findet man schon beim weiblichen Kinde, häufiger und deutlicher beim Weibe Muskelzüge, welche denen des Mannes entsprechen. Sie gehen ungefähr von der Grenze zwischen Scham- und Sitzbein, etwas nach vorn von dem Knochenursprung des *M. ischiocavernosus*, aus und verlaufen in querer oder etwas schräger

Richtung bis an den Sphincter urogenitalis, dort wo er die Hinterwand der Scheide bedeckt. Bis an das Centrum perineale dringen sie nicht vor. — Ein Vergleich mit den sehr genauen, allerdings nur auf makroskopischer Präparation beruhenden Angaben Luschkas ergibt, dass Luschkas Constrictor cunni in seinem Verlaufe durchaus dem Bulbocavernosus des Verf. entspricht, während der Constrictor vestibuli Luschka als ein Teil des Sphincter urogenitalis Kalischer aufgefasst werden muss, und zwar des zunächst dem Orificium externum der Harnröhre gelegenen Anfangsteiles des Muskels, welcher Harnröhre und Scheide gleichzeitig umfasst.

III. Die glatte Muskulatur der Harnröhre. 1. Mann.
a) Männliches Kind. Am Übergang von Harnröhre zur Blase befindet sich ein dichter glatter Muskelring. Der hintere stärkere und umfangreichere Teil dieses Muskelringes liegt im Trigonum vesicae und in dem sich anschliessenden Teile der Harnröhre, bis zur Prostata hin. Der vordere schwächere Teil liegt ausschliesslich in der Harnröhre, in der vorderen Wand dieses Kanals, unterhalb der Anschwellung der Transversalmuskulatur der Blase. Der Ringmuskel umgibt somit die Harnröhre nicht konzentrisch, sondern er verläuft mehr schräg, von hinten-oben nach vorn-unten. Die Transversalmuskulatur der Blase nimmt an der Bildung dieses Ringes keinen Teil, sie ist deutlich von ihm abgesetzt. Verf. bezeichnet den glatten Muskelring wegen seiner Lage als „M. sphincter urethrae trigonalis“ oder kürzer „Sphincter trigonalis“. Beim Kinde ist die Grenze desselben gegen die Prostata deutlich; der vordere Bogen des Sphincter berührt den die vordere Fläche der Prostata bedeckenden Teil des Sphincter urogenitalis. — Der Annulus urethralis vesicae besitzt somit keine einheitliche Muskulatur: vorn wird er von der Verdickung der Transversalmuskulatur der Blase, hinten vom Sphincter trigonalis gebildet. Die mikroskopische Untersuchung des Annulus urethralis ergibt, dass ein geschlossener Ring nicht existiert. Prostata, Sphincter trigonalis und Pars posterior des Sphincter urogenitalis liegen zwar nahe beisammen, sind aber vollkommen selbständige Gebilde. — b) Der Befund beim erwachsenen Manne ist im wesentlichen derselbe wie beim Knaben.

2. Weib (Kind und erwachsen). Die Befunde beim weiblichen Kinde und erwachsenen Weibe unterstützen die beim Manne gewonnene Auffassung und erleichtern das Verständnis wegen des Fehlens der Prostata. Die glatte Ringmuskulatur ist allerdings beim Weibe schwächer entwickelt als beim Manne, da sie beim Weibe nur mit der Harnentleerung (nicht auch Ejaculatio) zu thun hat.

Mit den Beckenfascien und ihren Beziehungen zum *M. levator ani* beschäftigt sich eine Arbeit von Peter Thompson (1901, 52). Verf. sucht besonders die Frage zu beantworten, welche Veränderungen die aufrechte Stellung des Menschen in der Anordnung der Beckenfascien hervorgerufen habe, denn die wesentlichen Unterschiede in dem Verhalten dieser Fascien bei Tieren und Mensch lassen sich auf die veränderte Haltung des Rumpfes zurückführen.

Die Beckenfascien bestehen aus zwei Schichten; die eine bedeckt die Muskeln, die andere die Eingeweide: muskulöse und viscerele Schicht. Die muskulöse Schicht ist z. B. bei Raubtieren leicht zu erkennen; sie besteht aus einer Bedeckung des Obturator internus und einer solchen für den Iliococcygeus und Pubococcygeus (Homologa des Levator ani). Die Fascia obturatoria ist hier weniger gut entwickelt, weniger fibrös als beim Menschen; vor allem aber entspringt der *M. iliococcygeus* nicht von ihr, sondern höher, von der Linea iliopectinea. Die Fascie des Ilio- und Pubococcygeus ist weniger deutlich; sie bedeckt die Muskeln an beiden Flächen, und die Fascienüberzüge hängen am freien Rande des Pubococcygeus wie zwischen seinen einzelnen Bündeln miteinander zusammen. Das Verhalten bei Raubtieren zeigt sich auch bei den meisten anderen Säugern. Anders beim Orang und beim Menschen.

Hier sind bekanntlich die beiden Oberflächen des Levator ani von dünnen Bindegewebslagen bedeckt; die oberen hängen beiderseits hinter dem Rectum zusammen und verschmelzen mit den Ligamenta sacrococcygea anteriora (faserige Insertion der *M. pubococcygei*). Die untere Fascie des Levator ist hinten und vorn verschieden. Hinten bildet sie die Analfascie, welche sich mit der der anderen Seite zur Anococcygealfascie vereinigt. Vorn hängt sie mit der oberen Fascie des Muskels zusammen und endet am absteigenden Schambein und aufsteigenden Sitzbeinast. — Zwischen der äusseren Knocheninsertion und dem inneren Rande des Pubococcygeus tritt sie in Beziehung zur hinteren Fläche des Sphincter urethrae, sowie des Transversus perinei profundus und bildet die hintere Schicht des Lig. triangulare.

Die schon von His (1895; Anatomische Nomenklatur) unterschiedenen beiden Abschnitte der Fascia obturatoria, Pars supra- und infradiaphragmatica, sind ungleich stark. Die obere oder Beckenportion ist dicker, sehniger, weniger durchsichtig, die Perinealportion ist dünn, mehr membranös und lässt die Muskelfasern durchschimmern. Dies eben Gesagte gilt nur für Orang und Mensch.

Der bestimmende Faktor bei den Veränderungen in der Anordnung der seitlichen Beckenfascien ist die Lageveränderung des Ursprungs

des Iliococcygeus, welcher von der Linea iliopectinea nach dem Ischium (Kaninchen) und der Fascia obturatoria (Mensch) wanderte.

Aus der vom Verf. gegebenen Beschreibung des Verhaltens beim Känguru und der Vergleichung mit anderen Säugern, einschliesslich Mensch, geht hervor, dass *Macropus* das erste und bisher einzige Beispiel für das gleichzeitige Vorkommen beider Arten des Ursprungs des Iliococcygeus (Linea iliopectinea und Gegend unter dem Foramen obturatum) ist. Beim Menschen entspringt der Levator ani bekanntlich in einer zusammenhängenden Linie vom Schambein, von der Fascia obturatoria und der Spina ischii. Die „weisse Linie“ an der Fascia obturatoria (*Arcus tendineus musculi levatoris ani*, B. N. A.) ist nicht identisch mit der weissen Linie der eigentlichen visceralen Beckenfascie; jene liegt in sehr variabler Höhe, diese mehr konstant. — Im weiteren Verlaufe dieser Betrachtungen kommt Verf. zu denselben Ergebnissen über die Umwandlung von Muskeln in Fascien, Bänder, Sehnenstreifen etc., wie Ref. vor über 20 Jahren in seiner Arbeit „Muskeln und Fascien.“ „Dies ist schon so lange her“, wie R. Virchow einmal sagte, „dass es niemand mehr zu wissen braucht.“

Zwischen Orang und Mensch sind aber auch noch Unterschiede festzustellen: *M. obturator internus* und Fascia obturatoria haben beim Orang noch nicht dieselbe ausgedehnte Beziehung zur seitlichen Beckenwand wie beim Menschen. Der über der seitlichen Beckenfascie gelegene Teil des Diaphragma pelvis ist nicht = Fascia obturatoria allein, sondern = Fascia obturatoria + dem dünnen aponeurotischen Ursprung des Iliococcygeus.

Schwieriger als der Vergleich der Muskelfascien gestaltet sich der der Eingeweidefascien. Diese sind bei den höchsten Säugern mit aufrechtem Gange (Orang, Mensch) als Neubildungen zu betrachten. Woher diese entstanden sind, ist schwer zu sagen; vielleicht von der fibrösen Scheide der obliterierten Art hypogastrica und der Vasa vesicalia, vaginalia, haemorrhoidalia — oder von der oberen Fascie des Levator ani aus? — Hier sind weitere Untersuchungen nötig.

Anhang: Sternalis.

Die Ergebnisse von Eislers (1900, 23; 1901, 21) ausführlicher Arbeit über den viel behandelten *M. sternalis* sind sehr bemerkenswert. Der Muskel wird (nach Eislers eigenen Untersuchungen und auf Grund einer Zusammenstellung sämtlicher Litteraturangaben) in min-

destens 70% der Fälle von den Nervi thoracici anteriores versorgt. Verf. meint, dass der hierdurch „begründete Zweifel“ an der Richtigkeit der Angaben über eine Innervation der übrigen Fälle durch Intercostalnerven (Hallett, Malbranc, Bardeleben, R. Fick, Dwight, Ledouble, Christian) oder durch diese und die N. thoracici zugleich (R. Fick, Shepherd, Lamont, Christian, Hepburn?) nur durch eine genaue Feststellung der intramuskulären Nervenverzweigung (Bardeleben und Frohse, 1897), wie sie jetzt Eisler auf das genaueste durchgeführt hat, behoben werden könne. Ein durch Nervi thoracici anteriores versorgter Sternalis ist durch die Art seiner Innervation als eine abgesprengte und verlängerte Partie des Pectoralis major anzusehen. Diese Absprengung findet nur im Bereiche der Pars sternalis des Pectoralis statt; sie tritt im Gefolge einer Störung der normalen Entwicklung des Pectoralis ein. — Die Ursache dieser Störung liegt ausserhalb des Pectoralis; sie ist in einer abnormen Verbreiterung einer oder mehrerer Intercostalräume in deren ventralem Abschnitt zu suchen und fällt in die Zeit der ersten Entwicklung der Thoraxwand. Die Störung tritt stets in der über den abnorm verbreiterten Intercostalräumen gelegenen Pectoralisportion auf. Als Ursache der abnormen Verbreiterung der ersten vier Intercostalräume ist bei äusserlich nicht merkbar missbildeten Individuen mit grösster Wahrscheinlichkeit eine Hyperplasie der Thymus oder des Herzens, oder beider, zu betrachten. Die ausserordentlich grosse (etwa 12mal grössere) Häufigkeit von Vorkommen eines Sternalis bei Anencephali ist wahrscheinlich ausser durch die obengenannten Faktoren noch durch die konstant dabei vorhandene Lordose des kranialen Abschnittes der Wirbelsäule (und durch andere Bildungsanomalien oder Neubildungen im Bereiche der vegetativen Organe dieser Gegend) bedingt. — Die Verlagerung (Ablenkung, Rotation) des Sternalis wird im wesentlichen durch das Wachstum des Pectoralis, ausserdem durch das des Rumpfes zustande gebracht. Sie geht stets so vor sich, dass das ursprünglich laterale Ende zum kranialen, das anfangs mediale Ende zum kaudalen wird. — Die verlagerte atypische Muskulatur entwickelt sich selbständig wie ein typischer Muskel weiter. Die Verbindungen des Sternalis mit anderen Muskeln (Pectoralis major und Sternocleidomastoideus derselben oder der anderen Seite) sind sekundär während der Sehnenbildung erworben und für die morphologische Bewertung des Sternalis ohne Bedeutung.

So gehört also der M. sternalis nach Eisler weder zu den prospektiven noch zu den retrospektiven Varietäten, sondern bildet mit anderen derartigen Muskeln zusammen die Sondergruppe der „selbständig

gewordenen Aberrationen“. Zu dieser Gruppe rechnet Eisler alle Muskelvarietäten, in denen die im typischen Muskel stets vorhandenen Sehnennerven fehlen. — Der M. „sternoclavicularis“ entsteht in derselben Weise wie der Sternalis, und aus dem cranialen Teil der Pars sternalis der Pectoralis major; infolgedessen gelangt er bei der „Rotation“ (s. o.) mit dem ursprünglich lateralen Ende nicht bis an das Sternum, sondern nur bis an die Clavicula.

Die intramuskulär gelegene Strecke der Nerven ist für die Beurteilung der Wachstumsrichtung eines Muskels nur von bedingtem Wert (vergl. Nussbaum); sie erlaubt nur einen Schluss darauf, dass die zugehörigen Muskelbündel sich primär stark einseitig an dem der Nervenrichtung entgegengesetzten Ende, durch Apposition kontraktiler Substanz, verlängert haben. — Ein Muskel ist als direkter Abkömmling eines anderen anzusehen, sobald sein motorischer Nerv durch diesen anderen Muskel hindurchtritt und ihn dabei versorgt. — Verschleppung von Ventrolateralästen des 2., 3. und 4. Intercostal-Nerven durch die über den Thorax hin wachsende Pectoralismasse ist augenscheinlich ein häufiges Vorkommnis; — sie hat aber, so muss Ref. hinzufügen, mit der wirklichen Innervierung des Sternalis durch Intercostal-Nerven, welche Ref. wiederholt absolut sicher festgestellt und auch durch Frohse u. a. hat kontrollieren lassen, nichts zu thun.

II. Muskeln der Extremitäten.

a) Obere Extremität.

Über das morphologische und physiologische Verhalten des Pronator teres der Säugetiere hat Kolster (1901, 36) auf Anregung von Bonnet eine zusammenfassende Arbeit an der Hand eines grossen Materials (über 100 Arten aus allen Ordnungen, mit Ausnahme der Cetaceen) geliefert. Durch vergleichende Messungen des hier in Betracht kommenden Winkels zwischen der Richtung des Muskels und der Verbindungslinie vom Capitulum humeri zum Capitulum radii ergeben sich für dessen Tangente Werte zwischen 0,65 (Talpa) oder 0,56 (Ursus) und 0,11 (Capra), 0,09 (Lepus cun.), 0,07 (Perameles) bei nichtpronierenden Tieren — während bei pronierenden Tieren 0,64 (Ornithorhynchus), 0,57 (Cebus), — andererseits 0,20 (Cercopithecus), 0,14 (Ateles) gefunden wurde. Hieraus folgt, dass der mehr oder weniger schräge Verlauf des Pronator teres kein Ausdruck für das Mass seiner drehenden Eigenschaft ist. Es kommt

nämlich vor allem darauf an, ob die Knochen, besonders der Radius, gerade oder geknickt oder gebogen verlaufen.

Vorhanden ist der Muskel bei allen untersuchten Tieren, auch bei den nichtpronierenden; seine Ausbildung aber, besonders der Anteil des Muskelfleisches an der Zusammensetzung des Muskels schwankt erheblich. Er entspringt meist nur vom Humerus, bei einigen Tieren auch von der Ulna oder von der Gelenkkapsel. Vielfach ist er mit den Flexoren verwachsen oder von ihnen verdeckt; bei einigen Tieren hat er zwei getrennte Ursprungsköpfe. — Die Insertion findet stets am Radius statt; die Höhe derselben schwankt sehr, wie dies vom Verf. auf einer besonderen Tafel übersichtlich zusammengestellt ist. Selbstverständlich braucht der Muskel für eine bestimmte Flexion desto weniger Arbeit zu leisten, je distaler seine Insertion liegt. — Den Nerveneintritt fand Kolster nicht in Übereinstimmung mit Schwalbe (die Arbeiten des Ref. und Frohses aus den Jahren 1897 und folgenden werden nicht erwähnt).

Von allgemeineren Ergebnissen ist zunächst hervorzuheben, dass, wie man wohl schon früher allgemein angenommen hatte, der „M. pronator teres bei verschiedenen Säugetieren sehr grosse Variationen in seiner Ausbildung und Beschaffenheit zeigt“.

Bei der Mehrzahl der Säuger wirkt der Muskel nur als Beuger, bei einigen ist er in einen mehr oder weniger bindegewebigen Strang verwandelt, — und bei einigen, nicht allzu zahlreichen, ist er ein wirklicher Pronator geworden. Diese Thatsache hat natürlich phylogenetische Bedeutung.

Auch bei den Tieren, welche — wie der Mensch — in den Vordergliedmassen ein Greiforgan besitzen, finden sich keine ausschliesslich kennzeichnenden Merkmale hierfür am Pronator teres vor — abgesehen etwa von der stets vorhandenen sekundären Verbindung mit den Flexoren und der (meist vorkommenden) hohen Insertion am Radius. Die hauptsächlichsten Veränderungen sind am Skelet zu suchen. Die verschiedene Inanspruchnahme des Vorderarmes hat nur in wenigen Fällen für sich allein eine typische Form und Ausbildung des Pronator teres bewirkt.

Die Muskulatur zeigt sich also auch hier wieder einmal sehr konservativ! (Ref.)

Im Anschluss an die Untersuchungen von Kopsch (1898) prüfte Fräulein E. Reinhardt in Petersburg (1901, 48) die Frage von der Insertion der Lumbricales der Hand.

Die Ergebnisse sind denen von Kopsch sehr ähnlich, die Prozentzahlen zum Teil identisch, sodass eine Rasseverschiedenheit auszuschliessen sein dürfte — vorausgesetzt, dass man in Petersburg rein „slavisches“, in Berlin rein „deutsches“ Material vor sich gehabt hat, was Ref. bezweifeln möchte.

Frl. Reinhardt fand an 100 Händen (ein Teil kindlich) Folgendes:

1. In allen 100 Fällen setzen sich der 1. und 2. Lumbricalis an der radialen Seite des 2. und 3. Fingers an.

2. In 39 Fällen setzen sich alle 4 Lumbricales an der radialen Seite des 2., 3., 4. und 5. Fingers an.

3. Die Spaltung des 3. Lumbricalis in 2 Köpfchen und der Ansatz eines derselben an der ulnaren Seite des 3., des anderen an der radialen Seite des 4. Fingers war in 43 Fällen (Kopsch 42,7%) vorhanden.

In 4 Fällen war ausserdem auch der 4. Lumbricalis in 2 Köpfchen gespalten, wobei das eine Köpfchen zur radialen Seite des 3., das andere zur ulnaren Seite des 4. Fingers ging; in 1 Fall setzte sich der 4. Lumbricalis an der ulnaren Seite des 4. Fingers an, und in 1 Fall endlich fehlte der 4. Lumbricalis ganz.

Beide Köpfchen des 4. Lumbricalis sind selten von gleicher Grösse, das eine von ihnen ist fast immer stärker entwickelt als das andere (meistenteils das radiale).

4. Der Ansatz des 3. Lumbricalis an der ulnaren Seite des 3. Fingers war in 12 Fällen zu konstatieren.

In 10 Fällen war der 4. Lumbricalis in 2 Köpfchen gespalten, das eine setzte sich an der radialen Seite des 5. Fingers, das andere an der ulnaren Seite des 4. Fingers an.

6. Bei 33 Leichen wurden beide Hände untersucht; dabei erwiesen sich an 15 Leichen die Verhältnisse in Bezug auf den Ansatz der Mm. lumbricales an beiden Händen als durchaus identisch, an 18 Leichen waren in dieser Beziehung einige Unterschiede zu konstatieren.

Wie gesagt, stehen die Prozentzahlen denjenigen von Kopsch sehr nahe, einige sind sogar identisch. Thatsächlich dominieren zwei Typen, die sich ebenso häufig wiederholen: in 39% (bei Kopsch auch 39%) setzen sich alle 4 Mm. lumbricales an der radialen Seite des 2., 3., 4. und 5. Fingers an, und in 37% (bei Kopsch 35,45%) spaltet

sich der 3. Lumbricalis in 2 Köpfchen, die übrigen 3 Lumbricales zeigen normale Verhältnisse.

Ref. bedauert, dass die Innervierung nicht untersucht wurde; man hätte dann die Angaben des Ref. und Frohses (1897) über die Doppelinnervierung des „dritten Lumbricalis“, vom N. medianus und vom N. ulnaris, kontrollieren und vielleicht bestätigen können. — Auch scheinen die Angaben des Ref. über die doppelten Lumbricales bei niederen Säugetieren nicht bekannt gewesen zu sein; diese scheinen doch geeignet, die komplizierten Verhältnisse bei höheren Säugern, so auch diese Doppel-Innervierung, zu „erklären“ oder wenigstens verständlicher zu machen.

b) Untere Extremität.

Die Herkunft des kurzen Kopfes des M. biceps femoris (Parsons) der Säugetiere und seine Beziehungen zum „Tenuissimus“ sucht Hermann Klaatsch (1900, 32—34) zu ergründen. (Vgl. hierzu die Arbeit von Windle und Parsons, Nr. 61.) Das Material war ein sehr umfangreiches, es umfasst beinahe alle Ordnungen der Säuger, in diesen oft zahlreiche Familien und Spezies, sowie mehrere Exemplare einer Species. Den Ausgangspunkt der Untersuchung hat ein Aufsatz von Bolk gegeben, welcher den kurzen Bicepskopf mit den Peronaei in Beziehung setzte. — Klaatsch kam bald zu der Überzeugung, dass K. Ranke und Eisler auf richtiger Fährte waren, indem R. Beziehungen zur Glutäalmuskulatur annahm, während E. denselben als altes Rudiment ansprach. — Klaatsch beschreibt zunächst die Formen mit zweiköpfigem Biceps femoris, — sodann die Formen ohne Biceps femoris, d. h. solche, welche keinen „kurzen“ Kopf, zum Teil an dessen Stelle einen „Tenuissimus“ besitzen, welcher von der Glutäalfascie oder von der Kaudalwirbelsäule etc. entspringt und von einem Aste des N. peronaeus (oder des peronaealen Teiles des N. ischiadicus) innerviert wird.

Das Hauptergebnis seiner Untersuchungen sieht Klaatsch mit Recht in der festen Begründung der Homologie des kurzen Bicepskopfes und des Tenuissimus. Um eine gemeinsame Bezeichnung für die in ihrer äusseren Erscheinung so verschiedenen Gebilde zu haben, schlägt Klaatsch den Namen „M. glutaeo-cruralis“ vor. Er stellt dann in tabellarischer Form, die hier wiedergegeben werden soll, die verschiedenen Arten des Vorkommens zusammen:

Als Tenuissimus von der Kaudalwirbelsäule oder der Glutäalfascie zum distalen Teile des Unterschenkels	Als mächtigerer Muskel vom Oberschenkel, mit selbständiger Insertion am Unterschenkel	Als kurzer Kopf des Biceps
Die niederen amerikanischen Affen (Rollschwanzaffen und Hapaliden). Alle Carnivoren. Ein Teil der Nager. Ein Teil der Beuteltiere. Einige Edentaten. Einige Insectivoren (Gymnura)	Einige Edentaten. Orang. Die Mehrzahl der amerikanischen Greifschwanzaffen.	Mensch. Gibbon. <i>Mycetes seniculus</i> . Schimpanse und Gorilla (mit Resten der selbständigen Unterschenkelinsertion).

Klaatsch erblickt sonach in dem *M. glutaeco-cruralis* ein altes Rudiment, das bei einigen Säugern verloren ging, bei anderen sich erhielt, sei es in Form des kurzen Bicepskopfes, sei es als *Tenuissimus*. Der Ursprung von der Kaudalwirbelsäule war entschieden der primitive, von da aus hat sich der *Glutaeco-cruralis* auf den Oberschenkel verschoben, wobei die Glutäalfascie als vermittelnde Zwischenstation diente. Die Insertion dagegen war ursprünglich mehr distal, später proximaler, weniger infolge einer Verschiebung, als einer Rückbildung der distalen und verstärkten Ausbildung mehr proximal gelegener Muskelpartien. Der ursprüngliche *Glutaeco-cruralis* (bei Promammaliern) wird voraussichtlich von der Kaudalwirbelsäule zur Gegend des Fussgelenks gegangen sein. Die weiteren Auslassungen des Verf. über die Phylogenie der Säuger und die Stellung des Menschen gehören nicht hierher.

Ausser Klaatsch studierten auch Windle und Parsons (1900, 61) auf vergleichendem Wege die Morphologie des „kurzen“ oder „femorale“ Kopfes vom *M. biceps femoris* (vgl. oben Klaatsch). Bei niederen Säugern entspringt der eine Kopf vom Ischium, der andere von Kaudalwirbeln oder der Fascie dort. Der kaudale Kopf ist oft mit dem *M. agitator caudae* s. *caudo-femoralis* eng verschmolzen und gehört mit ihm und dem *Ektoglutaeus* in eine Schicht. Die Köpfe vereinigen sich gewöhnlich hoch oben am Oberschenkel und inserieren an Patella, Fibula, Tibia oder Fascia cruris oder an mehreren dieser Stellen, — oder auch mit der Achillessehne vereinigt — oder am Calcaneus — oder in der Sohle (mit *Plantaris*). — Die seltene Form von Zweiköpfigkeit — ein ischialer und ein femoraler Kopf — kommt nur bei Eden-

taten, platyrrhinen Affen, Anthropoiden und Mensch vor. Die Verhältnisse bei Edentaten sind interessant und gestatten die Erklärung für die verschiedenen Arten von Zuständen des Biceps. — Der „Tenuissimus“ kommt unter Beutlern bei *Dasyurus* und *Didelphys*, nicht bei *Phascolarctos*, *Macropus*, *Petrogale* vor; bei Nagern ist er selten, häufig bei Carnivoren als dünner bandähnlicher Muskel, vom 1. Schwanzwirbel bis zum *Calcaneus*. Unter den Edentaten ist der femorale Kopf des Biceps bei *Bradypodidae* allgemein vorhanden, der *Tenuissimus* dagegen fehlt. Bei *Myrmecophaga* entspringt der zweite Bicepskopf von der Oberfläche des *M. caudo-femoralis*. *Tamandua* besitzt einen typischen *Tenuissimus*, aber keinen femoralen Kopf; umgekehrt bei 5 Exemplaren von *Cycloturus*. *Dasyodidae* haben keinen kurzen Kopf, *Dasyus* und *Tatusia* besitzen einen *Tenuissimus*, *Chlamyphorus* nicht. *Manis* hat einen femoralen Kopf, keinen *Tenuissimus*. *Orycteropus* hat keinen femoralen Kopf, aber den von Galton als zweiten Kopf des *Semimembranosus* beschriebenen Muskel, wohl = *Tenuissimus*. Verf. schliessen aus dem obigen, dass der zweite Bicepskopf vom *Tenuissimus* abzuleiten sei, welcher seinen Ursprung allmählich auf den Oberschenkel verlegte. Bei platyrrhinen Affen kreuzt der kurze Kopf, wie bei Edentaten, den langen und inseriert weiter distal (Abbildungen von *Tamandua* und *Myrmecophaga*). In einer Nachschrift werden dann die von den Mitgliedern der englischen Anatomischen Gesellschaft bei der Diskussion gewünschten Angaben über die Innervierung der Bicepsköpfe gemacht. Der Ast zum *Tenuissimus* kommt bei Raubtieren vom *Peronaeus*, ebenso der für den kurzen Kopf bei Mensch, Anthropoiden, Platyrrhinen. Der *Tenuissimus* (femorale Kopf) der Edentaten wird „oft“ vom *Peronaeus* innerviert, bei einem Exemplar von *Manis* aber vom *Tibialis*! Die Verf. erinnern daran, dass beim Känguru der *Radialis* ein Ast des *Medianus* ist und bezweifeln die wohl jetzt allgemein angenommene Lehre von der Bestimmung der Muskelhomologie nach der Innervierung.

Die Phylogenie der *Musculi pronatores peronaeo-tibiales* und ihre Reste beim Menschen verfolgte Giunio Salvi (1900, 54). Bei Urodelen entspringt an der Rückseite der Fibula ein von Meckel als *M. popliteus*, von Gegenbaur als *M. plantaris profundus* bezeichneter Muskel, der die tiefe Schicht der gemeinsamen Masse der Beuger und Pronatoren darstellt. Die oberflächlichen Fasern dieser Schicht sind longitudinal und Flexoren, die tiefern schrägen, von den Fibula zur Tibula verlaufenden, entsprechen Pronatoren. — Bei Reptilien (Chelonier)

differenzieren diese sich unter der Form einer Muskelmasse für sich, welche Wiedemann *M. interosseus cruris* nennt. Die oberflächlicheren Bündel des *Plantaris profundus* dehnen sich proximal auf das Femur, distal auf den Fuss aus, während der *Interosseus cruris* die Grenzen des Unterschenkels nicht überschreitet, und von Fibula zu Tibia geht. Dieselbe Trennung bleibt bestehen zwischen den vollständig entwickelten Pronatoren und den aus diesen entstandenen Muskeln. Einige dehnen sich zu benachbarten Abschnitten der Gliedmasse aus als *M. popliteus* oder *femoro-tibialis* und *M. peroneo-calcanearis*, andere — und dies sind die eigentlichen *M. peroneo-tibiales* — bleiben auf den Unterschenkel beschränkt. Wenn es also irrtümlich sei, den *Plantaris profundus* von Gegenbaur mit dem *Interosseus cruris* von Wiedemann zusammenzuwerfen, so sei es ebenso falsch zu sagen, der *Popliteus* oder *Peroneo-calcanearis* stammten von diesem her oder den Namen *Femoro-tibialis* den aus ihm entstandenen Muskelprodukten zu geben. — Bei Sauriern trennen sich die Pronatoren in die *M. peroneo-tibialis superior* und *inferior* infolge der Reduktion und des Verschwindens des mittleren Abschnittes des *M. interosseus*. — Bei Vögeln persistiert nur der *M. peroneo-tibialis superior*, fälschlich *Popliteus* genannt, — da er meist am Femur entspringt. — Bei den Säugern finden wir zunächst bei den niederen Ordnungen (*Monotremen* und *Ditremen*), wie bei Reptilien, zwei typische *M. peroneo-tibiales*. Dann verschwinden diese, und es entsteht der eigentliche *M. popliteus* mit dem proximalen Ursprung vom *Condylus lateralis femoris*, — ein Differenzierungsprodukt also der oberflächlichsten Schicht von Gegenbaur's *M. plantaris profundus*. Die *M. peroneo-tibiales* erscheinen wieder bei Carnivoren (Gruber) = *M. peron.-tib. superior* der Reptilien und niederen Säuger. Bei Halbaffen finden sich z. T. sogar beide *Peron.-tibiales* (*Cheiromys*), — während sie beim Menschen verschwunden sind, aber als Varietät wieder auftauchen können, sei es als *M. peroneo-tibiales* von Gruber, sei es unter der Form eines fibrösen Streifens zwischen Fibula und Tibia, den Salvi näher beschreibt und abbildet. — Ein Vergleich mit der Brustgliedmasse ergibt, dass weder der *Peroneo-tibialis* (Gruber) noch viel weniger der *Peroneo-calcanearis* oder gar ein Teil des *Gastrocnemius* mit dem *Pronator transversus* (*quadratus*) zu vergleichen ist, sondern dass der von Salvi beschriebene Sehnenstreif, als Rest des *Peroneo-tibialis inferior*, dem genannten Muskel der oberen Extremität entspricht. — Die erwähnte Varietät fand sich bei einem 45jährigen Manne (Abbildung) und bestand aus einem starken fibrösen Streifen, der von der Fibula 10 cm über der Malleolenspitze entspringt, schräg nach unten-medial zieht, um an der

Tibia 5 cm über der Malleolenspitze zu enden. Die 3 mm starke Bildung liegt auf der Rückseite, hinter der Membrana interossea, von ihr durch lockeres Gewebe getrennt. Die Ähnlichkeit mit dem hier bei *Cheiromys madagascariensis* gelegenen Muskel (Abbildung nach Zuckerkandl) ist auffallend.

Die Entwicklung der Muskeln (und Knochen) des menschlichen Fusses untersuchte Hans Schomburg (1900, 52) bei Embryonen von der 5. Woche an. Verf. unterscheidet drei Perioden: 1. Die Periode der histologischen Differenzierung; — 2. die Periode der Differenzierung der einzelnen Muskeln; — 3. die Periode des Wachstums der Muskeln. — Das interessanteste Stadium ist das zweite, zumal die ersten Stadien, bis zur 5. Woche, fehlten. — Verf. schildert das Verhalten der ventralen (Flexoren) und der dorsalen (Extensoren) Muskelplatte und der Nerven.

Die Nervenstämme, denen man innerhalb der myogenen Schicht noch vor dem Auftreten von Muskelanlagen begegnet, zeichnen sich durch bedeutendes Volumen aus. Mit der Differenzierung der Muskelemente teilen sich die Nervenbündel in die für die einzelnen Muskeln bestimmten Endfasern. In den für mehrere Muskeln gemeinsamen Anlagen strahlen die Nervenäste fächerförmig von einem Punkte nach bestimmten Richtungen hin aus und ermöglichen so die erste Unterscheidung der zu der betreffenden Gruppe gehörigen Muskeln. Der Nerv. plantaris lateralis bildet anfangs die direkte Fortsetzung des Nerv. tibialis, sehr bald aber ändert sich das und der Nerv. plantaris medialis tritt an diese Stelle.

Es herrscht ein bestimmter Parallelismus in der Entwicklung einer grossen Anzahl von Muskeln und der dazu gehörigen Skeletteile derart, dass diese Muskeln bereits in der ersten Zeit der Differenzierung an der Ursprungs- und Insertionsstelle mit dem Skelet in Verbindung stehen. Die Mehrzahl der Muskeln indes erlangt die ihnen zukommende Verbindung mit ihren Skeletteilen während der Zeit der ersten Differenzierung. Die Verfolgung dieser Entwicklungsvorgänge giebt wertvolle Aufschlüsse über die entwicklungsgeschichtliche Bedeutung der einzelnen Muskeln.

Als Grundlage für die Fascien ist die Schicht dicht gedrängter „Kerne“ anzusehen, welche die Muskelanlagen nach den ersten Differenzierungsprozessen umgiebt. Diese primitiven Fascien sind für die Erkenntnis der Unterscheidung der einzelnen Muskelanlagen von Bedeutung.

Infolge der Differenzierung der einzelnen Muskeln und Muskelgruppen verlieren die Flexoren- und Extensoren-Platten ihren ursprünglichen einheitlichen Charakter. Zunächst tritt an der Grenze zwischen Unterschenkel und Fuss eine tiefe Einschnürung auf; dann sondert sich die Flexorenplatte am Fusse in eine oberflächliche und eine tiefe Schicht. Zugleich heben sich — in der 6. Woche — die Muskelanlagen, zunächst am Unterschenkel, deutlich gegen einander ab. Der Nerv. peronaeus tritt an der ventralen Seite an die Extensoren-Platte heran und verläuft an der ventralwärts schauenden Innenfläche derselben. Der Nerv. tibialis tritt gleichfalls von der ventralen Seite an die Flexorenplatte und zieht an ihrer ventralwärts gerichteten Aussenfläche zum Fusse. In der Extensorenplatte findet sich zwischen der Anlage der *Musc. peronaei* und der der übrigen Muskeln eine Lücke, sodass die *Peronaei* als eine selbständige Muskelgruppe erscheinen.

Einige interessantere Thatsachen über die Entwicklung einzelner Muskeln seien hier wiedergegeben.

A. Extensorenseite. Der *M. peronaeus longus* entspringt ursprünglich einköpfig nur von der Fibula. Er hängt im frühen Stadium mit dem *M. extensor digitorum brevis* zusammen. — Der *M. peronaeus brevis* reicht ursprünglich weiter nach der Flexorenseite als der *Peronaeus longus*. Auch er steht in frühen Zeiten mit dem *Ext. digitorum brevis* in Zusammenhang. — *M. peronaeus tertius* geht aus einer mehr oder weniger selbständigen Anlage hervor. — *M. extensor digitorum longus* entspringt anfangs nur von der Fibula. — *M. extensor hallucis longus* bildet anfangs den medialen Teil des *Ext. digitorum longus* — *M. tibialis anticus* reicht anfangs mit seinem Ursprung nicht soweit hinauf wie später. Er steht, wie die *Peronaei*, ursprünglich mit dem *extensor digitorum brevis* in Zusammenhang. — In frühen Stadien steht mit dem *Tibialis anticus* eine Anlage in Verbindung, die als das Rudiment eines *Abductor longus* — wohl ein zum *Praehallux* gehöriger Muskel, Ref. — aufzufassen ist — *M. extensor digitorum brevis* und *M. extensor hallucis brevis* bilden anfangs eine gemeinsame Anlage.

B. Flexorenseite. Der *M. gastrocnemius* ist ursprünglich rein fibular, er wächst später nach der tibialen Seite, ist ursprünglich relativ schwach — er wiederholt also das Verhalten bei niederen Säugern Ref. — Auch der *M. soleus* entspringt anfänglich nur von der Fibula; er ist (wie bei niedern Säugern, Ref.) zuerst schwach; sein distales Ende ist von Anfang an mit dem des *Gastrocnemius* in Verbindung. — Der *Pantaris* geht aus einer selbständigen Anlage hervor; er liegt an-

fangs medial vom Gastrocnemius. Auf frühen Stadien tritt ein starker Nervenast an ihn heran. (Bei niederen Säugern ist der Plantaris oder „Flexor digitorum superficialis“ des Ref. stärker als Gastrocnemius und Soleus zusammen, Ref.) — M. flexor „hallucis“ longus geht aus einer selbständigen Anlage hervor; seine Endsehne legt sich mit der des Flexor digitorum gemeinsam an. — Letzterer liegt ursprünglich nach aussen vom Tibialis posticus; dieser reicht anfangs nicht soweit hinauf und liegt weiter medial.

Die Muskeln an der lateralen Seite der Plantarfläche des Fusses differenzieren sich früher als die an der medialen Seite. — M. abductor digiti quinti liegt ursprünglich auf der Plantarfläche. Der Muskel ist anfangs relativ stark. — Der Flexor digiti minimi brevis entsteht selbständig, der Opponens dagegen später aus diesem (Ruge). — M. quadratus plantae tritt zuerst mit dem Flexor „hallucis“ longus (Flexor fibularis oder „profundus“, Ref.) in Verbindung. —

Für die M. interossei bestätigt Verf. die bekannten Angaben von Ruge. — M. interosseus dorsalis II zeigt während der ganzen Entwicklung Merkmale eines plantaren, — Interosseus plantaris I solche eines dorsalen Interosseus. — Die Trennung des Flexor hallucis brevis in einen medialen und einen lateralen Kopf ist entsprechend der verschiedenen Innervierung, von Anfang an vorhanden. Der mediale Bauch schliesst sich genetisch dem Abductor, der laterale dem Adductor hallucis an. — M. abductor hallucis entspringt anfangs vom Talus und verläuft ursprünglich auf der Plantarfläche. — M. flexor digitorum brevis entwickelt sich spät aus einer isolierten Anlage. — Die Lumbricales differenzieren sich spät aus gesonderten Anlagen. Sie sind bei ihrem ersten Auftreten mit den Sehnen des Flexor digitorum longus nicht (!) verbunden, auch später nur scheinbar — oder „verklebt“ — eigentlich mit dem Flexor hallucis longus, richtiger digitorum „profundus“ wie an der Hand (Ref.). Auf frühen Stadien sind die Lumbricales relativ gross, die Abbildungen von Embryonen aus der 12. Woche erinnern sehr an Monotremen- und Edentaten-Füsse!

B. Muskel-Mechanik.

Die Asymmetrie des menschlichen Körpers, welche C. Hasse vor längerer Zeit für den Mann festgestellt hatte, konnte derselbe (1901, 30) neuerdings auch für das weibliche Geschlecht und für Kinder nachweisen. Ausserdem studierte Hasse an einem schönen jugendlichen weiblichen Körper die Atmungsbewegungen (vermittelt

Photographien hinter einem rechtwinkligen Gitter von 2 cm Maschenweite). Die normale Abweichung der Brustwirbelsäule (in der Ruhe) geht bei schön gewachsenen Körpern nach links; ferner sind ungleich die beiden Hals- und Brusthälften, der Stand der Schultern, der Brüste und der Brustwarzen, ungleich die Bauch- und Beckenhälften, der Stand der Darmbeinschaufeln und die Länge der Beine, indem das linke kürzer ist, als das rechte. —

Den Untersuchungen über die Atembewegungen des Weibes liegt die reine Brustatmung zu Grunde. Die Bauchdecke wird, am meisten in der Unterbauchgegend, eingezogen, besonders durch die *Musculi recti abdominis*. Ferner werden die sog. falschen Rippen und der untere Teil des Brustbeins sowie der oberste Teil der vorderen Bauchwand im Bereich der Herzgrube etwa 25 mm nach vorn und oben gehoben, während das Brustbein (*Manubrium*, *Corpus*) nebst den betreffenden Rippenknorpeln sich 20 mm nach vorn und oben bewegen. Das Brustbein wird hierbei gebogen und wirkt hochgradig federnd.

Von den beiden Brusthälften macht die rechte die ausgiebigeren Bewegungen. Ob daher das schärfere Atmungsgeräusch an der rechten Lungenspitze komme, wie Verf. meint, muss wohl noch genauer untersucht werden. Dies könnte doch wohl auch mit der Asymmetrie der beiden grossen Bronchi zusammenhängen.

Als die Grenze der Erhebungsfähigkeit des Armes hatte Mollier bekanntlich 1899 (s. diese Ergebnisse 1899, pag. 75 ff.) 142° angegeben; Mollier meinte, selbst mit Nachhülfe des Rumpfes würden 160° selten überschritten, 180° aber niemals erreicht. Nach den Untersuchungen von Steinhausen (1901, 50) an 250 jungen lebenden Männern (aktiv dienenden Soldaten) sind die Angaben Molliers unhaltbar, — wie sie ja jedem, der selbst geturnt hat oder hat turnen sehen, sehr unwahrscheinlich vorkommen mussten. Auf die Untersuchungsmethode soll nicht näher eingegangen werden. — Die Erhebung des Armes wurde in sagittaler Richtung, in langsamem Tempo und unter Vermeidung jeder gewaltsamen Muskelanstrengung ausgeführt. Die Winkelgrössen zwischen Längsachse des Oberarms und der Senkrechten waren folgende

Gruppe 1 Armerhebung bis 155° in 2% der Leute					
„ 2	„	„ 160°	„ 6%	„	„
„ 3	„	„ 165°	„ 15%	„	„
„ 4	„	„ 170°	„ 22%	„	„
„ 5	„	„ 175°	„ 29%	„	„

Gruppe 6 Armerhebung bis 180° in 20% der Leute

„ 7 „ über 180° „ 6% „ „

Der relativ grösste Anteil (29%) fällt sonach auf die fünfte Gruppe, bis 175° ; die Gruppen 4—6, also 170° — 180° , machen allein 71% aus. Als Maximum fand sich bei zwei besonders gewandten und muskelkräftigen Leuten 195° ! Im übrigen liess sich keine sichere direkte Beziehung zwischen der Höhe der Armerhebung und den gymnastischen Leistungen (Turnklasse) oder der bürgerlichen Berufsart feststellen. — Bei der 6. und 7. Gruppe wurden zum Vergleich Beobachtungen teils mit, teils ohne Feststellung des Rumpfes, ausgeführt; die Unterschiede betrugen 2— 3° , nicht 18° , wie Mollier angab. Und auch diese geringe Veränderung in der Haltung des Rumpfes kommt nur auf Rechnung der Balanzierung des aufrecht stehenden Körpers, — denn sie blieb bei der horizontalen Lage aus!

Die anatomischen Ursachen für die grossen individuellen Unterschiede sucht Verf., abgesehen von Rachitis oder dgl. in der verschiedenen Grösse der Schulterblatt- und Schlüsselbeindrehung, in der schwankenden Weite des Neigungswinkels zwischen Gelenkpfanne und Schulterblattkörper, sodann aber namentlich in der Nachgiebigkeit der Kapsel- und Hülfsbänder der Gelenke: daher die Möglichkeit gymnastischer Ausbildung der Erhebungsfähigkeit. (Vergl. hierzu die Erfahrungen vom Fechtboden, Ref.)

Besonders bemerkenswert ist das Zusammentreffen höherer Grade der Erhebungsfähigkeit mit der ausgesprochenen Abgrenzung der zweiten von der ersten Erhebungsphase (vergl. den früheren Bericht). Gerade bei den Gruppen 6 und 7 konnte über 150° Armerhebung hinaus regelmässig ein völliger Stillstand des Schulterblattes und damit des ganzen Schultergerüsts beobachtet werden.

Die zweite Phase der Erhebung kennt Mollier überhaupt nicht, — ebensowenig Placzek (Mechanik der doppelseitigen Serratuslähmung. Ärztl. Sachverständigenzeitung 1900, pag. 500).

Die Feststellung des Schultergürtels in der zweiten Phase ist für die humero-skapularen Muskeln, namentlich für den oberen Abschnitt des Pectoralis major, die Vorbedingung für die Ausnutzung ihrer vollen Leistungsfähigkeit (vergl. das vikariierende Eintreten der Hilfsmuskeln bei der Deltoides-Lähmung).

Beim Überschreiten der physiologischen Grenze der maximalen aktiven Erhebung des Armes durch passive Erhebung kann — wie das wiederholt beobachtet, aber wohl noch viel häufiger übersehen oder ver-

kannt wurde, eine Überdehnung der Plexusnerven oder der Muskeln selbst eintreten. Dies ist natürlich von klinischer Bedeutung.

Von allgemeinerem Interesse ist ein von Thöle (1900, 56) mitgeteilter Fall von doppelseitiger Serratus- und einseitiger Deltoides-Lähmung insofern, als man daraus ersehen kann, in welchem Masse ein Mensch durch Übung lernen kann, wichtige gelähmte Muskeln durch andere zu ersetzen. — So machte der Ausfall des linken Serratus nur geringe Störungen; aber auch rechts, wo ausserdem noch der Deltoides gelähmt war, konnte der Arm durch Pectoralis und Supraspinatus bis über die Horizontale erhoben werden. — Die Angabe des Verf. (nach Duchenne und Bernhardt), dass die vordersten Bündel des Deltoides von Nervi thoracici (anteriores) versorgt werden, muss Ref., der dies genau untersucht hat, für irrtümlich erklären; vielleicht mag es als sehr seltene Ausnahme vorkommen? Alles, was Ref. von den vorderen Brustnerven zum Deltoides hat gehen sehen, waren sensible oder Gefässäste.

Nach Imbert (1900, 28) genügen weder die alten Weberschen noch neuere Untersuchungen von Bédart (1892), Bergonié (1897), Aug. Michel (1897) zur Lösung des Problems von dem Mechanismus des Gleichgewichts und der Erhebung des Körpers auf die Fussspitzen. Verf. studiert theoretisch (mathematisch) die Gleichgewichtsbedingungen bei dieser Erhebung, die Feststellung der Gelenke (Artic. tibio-tarsae metatarso-phalangealis), das Verhalten der hinteren Unterschenkelmuskeln und der mit ihnen in gleichem Sinne wirkenden sog. Antagonisten, d. h. der vorderen Muskeln u. s. f. — Die Ergebnisse sind folgende. Die mit gleichmässiger Geschwindigkeit erfolgende Erhebung des Körpers auf die Fussspitzen ist unter allen Umständen möglich, sobald vorher die Gleichgewichtsbedingungen für das Verlassen des Bodens seitens der Hacken erfüllt sind. Ist dies nicht der Fall, sei es durch eine Neigung des Körpers nach vorn oder durch Aufstützen desselben gegen ein festes Hindernis nach hinten, so ist ein Erheben noch möglich, aber nur durch ein Emporschnellen des Körpers wie beim Sprunge. — Für die Erhebung des Körpers mit gleichmässiger Geschwindigkeit und für das Gleichgewicht auf den Fussspitzen — übrigens nur betreffs der Drehung in den Tibio-tarsal- und Metatarso-phalangeal-Gelenken — genügt der Gastrocnemius nebst dem Soleus (Triceps surae) nicht. Hierzu ist noch die Wirkung der tiefen hinteren und der vorderen Muskeln des Unterschenkels erforderlich. — Die komplizierte Wirkung des Triceps surae geht durch Vermittelung eines Hebels dritter Ordnung, die eigent-

liche Erhebung durch einen Hebel zweiter Ordnung vor sich. — Von allgemeinerem Interesse ist der Nachweis, dass sogenannte Antagonisten auch gemeinsam zusammenwirken können, nicht behufs gegenseitiger Regulierung (Subtraktion), sondern in demselben Sinne (Addition). Hier handelt es sich um die, bei der in Rede stehenden Bewegung an einem Strange ziehenden Beuger und Strecker des Unterschenkels. — Verf. meint schliesslich, dass die, vom Ref. kurz als „Subtraktionswirkung“ bezeichnete moderierende Aktion der Antagonisten, welche übrigens im allgemeinen eine unnötige Verschwendung von Muskelkraft bedinge, wahrscheinlich nur in einigen Einzelfällen vorkomme, wo sie zur Herbeiführung bestimmter Wirkungen unausbleiblich sei.

Über die Bewegung des Fusses und die auf denselben einwirkenden Kräfte handelt der vierte Abschnitt von Otto Fischers (1901, 24) Untersuchungen über den Gang des Menschen. — Nachdem im vorhergehenden (dritten) Teil dieser Abhandlungen ein Überblick über die Bewegungen der unteren Extremitäten gegeben war, beschäftigt sich dieser vierte Teil in eingehendster Weise mit der Bewegung des Fusses.

Zuerst werden die Kräfte aufgesucht, welche während des Ganges auf den Fuss einwirken. Die gleichzeitige Bewegung der übrigen Körperteile giebt Veranlassung zu einer Druck- oder Zugwirkung im Fussgelenk, welche für den Fuss wie eine äussere im Gelenkmittelpunkt angreifende Kraft aufgefasst werden kann. Fügt man dieselbe den übrigen auf den Fuss einwirkenden Kräften hinzu, welche teils der Kontraktion oder rein elastischen Spannung von Muskeln, teils der Anziehungskraft der Erde, teils der Reaktion des Fussbodens gegen den von seiten des aufgesetzten Fusses auf ihn ausgeübten Druck ihre Entstehung verdanken, so bewegt sich der Fuss unter dem Einfluss aller unserer Kräfte so, als ob er vollständig vom übrigen Körper losgelöst wäre. Diese Kräfte üben also im allgemeinen zweierlei Wirkungen auf den Fuss aus. Einmal beeinflussen sie die fortschreitende Bewegung desselben, indem sie seinem Schwerpunkt eine Beschleunigung erteilen, und dann bewirken sie eine Winkelbeschleunigung des Fusses um eine durch seinen Schwerpunkt hindurchgehende Achse, welche in dem beim Gehen nahezu verwirklichten Falle ebener Bewegung senkrecht zur Gangebene gerichtet ist. Die drehende Wirkung kann man dadurch isolieren, dass man im Schwerpunkt des Fusses eine Kraft angebracht denkt, welche der Effektivkraft desselben — selbstverständlich entgegengesetzt — gleich ist; denn diese wird gerade die Beschleunigung des Schwerpunktes verhindern, ohne

einen Einfluss auf die Drehung des Fusses um seinen Schwerpunkt auszuüben. Fügt man diese negative Effektivkraft des Fusses auch noch zu den übrigen am Fusse angreifenden Kräften hinzu, so lassen sich die sämtlichen Kräfte zu drei Arten von Kräftepaaren, im Poinssot'schen Sinne, zusammenfassen, von dem das eine aus Muskelkräften, das andere aus Schwerkraften und das dritte aus Effektivkräften besteht. Die algebraische Summe der Momente dieser Kräftepaare muss dann in dem angenommenen Falle ebener Bewegung gleich dem Produkt aus dem Trägheitsmoment und der Winkelbeschleunigung des Fusses für die zur Gangebene senkrechte Schwerpunktachse sein.

Es lassen sich nun sowohl die Kräftepaare der Schwer- und der Effektivkräfte, wie die Winkelbeschleunigung des Fusses um die Schwerpunktachse aus der in der früheren Arbeit gewonnenen Beziehung des ganzen Bewegungsvorganges ableiten und numerisch bestimmen. Da ferner die Trägheitsmomente des Fusses schon früher gemessen worden sind, so könnte mit Hülfe der Bewegungsgleichung das resultierende Drehungsmoment der auf dem Fusse einwirkenden Muskeln berechnet werden. Diese Aufgabe lässt sich aber in diesem Falle auf noch einfachere Weise annähernd richtig lösen, da das Produkt aus dem Trägheitsmoment und der Winkelbeschleunigung infolge der geringen Masse des Fusses gegenüber den durch die meisten Kräfte verursachten Drehungsmomenten sehr klein ist, deshalb also vernachlässigt werden darf. Daraus geht hervor, dass zwischen den sämtlichen auf den Fuss einwirkenden Kräften nahezu Gleichgewicht stattfinden muss.

In der Arbeit von Fischer sind nun für jede Periode des Ganges die einzelnen auf den Fuss einwirkenden Kräftepaare ausführlich angegeben. Aus diesen Daten lässt sich in der geschilderten Weise ein ungefähr richtiger, orientierender Überblick über die Thätigkeit der am Fuss ansetzenden und über das obere Sprunggelenk hinziehenden Muskeln gewinnen. Als wahrscheinlich hat sich herausgestellt, dass während der Periode des Schwingens so gut wie keine Kontraktion dieser Fussmuskeln stattfindet. Sobald sich aber das Bein vorn auf den Boden aufsetzt, kontrahieren sich sofort Muskeln, welche wie der *M. tibialis anterior* vor dem Fussgelenk vorüberziehen. Nach einiger Zeit, wenn sich der Fuss mit der ganzen Sohle aufgesetzt hat, werden die vorderen Muskeln vor allen Dingen von der hinter dem Gelenk vorüberziehenden Wadenmuskulatur abgelöst. Diese bleibt dann im kontrahierten Zustand, bis

das Bein den Boden wieder verlässt, um von neuem die Schwingung nach vorn zu beginnen.

Die weiteren Abschnitte der Arbeit befassen sich mit der Ableitung der Geschwindigkeiten und Beschleunigungen des Fusschwerpunktes und den damit zusammenhängenden linearen Bewegungsgrössen und Effektivkräften des Fusses. Die Resultate der Untersuchung sind in Tabellen übersichtlich zusammengestellt und durch Tafeln veranschaulicht, aber deshalb nicht gut referierbar.

III.

Verdauungs-Apparat.

Von
Albert Oppel, Stuttgart.

Zunge (Phylogenie der Wirbeltierzunge; Spezielle Angaben über die Wirbeltierzunge). — **Bauchspeicheldrüse** (Petromyzonten; Amphibien; Reptilien; Vögel; Säugetiere und Mensch; Bau und Thätigkeit der Pankreaszelle; Intertubuläre Zellhaufen). — **Leber** (Form, Gewicht, Pigment, elastische Fasern, Blutgefäße, Lymphgefäße und Nerven der Leber; die Leberzelle; Gallenblase, Gallengänge, Vasa aberrantia).

Litteratur:

a) Neue Litteratur über den gesamten Verdauungsapparat:

- Albini, G. (01), Sur une nouvelle tunique musculaire de l'intestin grêle du chien et de quelques autres animaux. Arch. Ital. de Biol. Vol. 35. Fasc. 2. pag. 259—260. 1901. (Referat siehe diese Ergebn. Bd. 10. pag. 261.)
- Alezais (98), Note sur l'évolution de quelques glandes. Compt. rend. soc. biol. année 50. (T. 5. Ser. 10). pag. 425—427. 1898.
- Anile, A. (01), Contributo alla conoscenza delle glandole di Brunner. Rendic. seconda Assemblea ordin. Unione Zool. Ital. Napoli 1901. Monit. Zool. Ital., Anno 12. Nr. 8. pag. 233—234. 1901.
- Arnold, Julius (01a), Zur Kenntnis der Granula der Leberzelle. Anat. Anz. Bd. 20. Nr. 89. pag. 226—228. 1901.
- Derselbe (01b), Über feinere Strukturen der Leber, ein weiterer Beitrag zur Granula-Lehre. Mit 1 Taf. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 166. (Folge 16. Bd. 6.) H. 3. pag. 533—561. 1901.
- Ascoli, Carlo (01), Il Meccanesimo di formazione della mucosa gastrica umana. Arch. per le scienze mediche. Vol. 25. Nr. 12. pag. 257—395. Mit 3 Taf. Torino 1901.
- Barton, J. Kingston (02), Salmo Salar. The digestive tract in Kelts. 2 Taf. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 36. (N. Ser. Vol. 16.) Part. 2. 1902. pag. 142—146.

- Bartram, Emil (01), Anatomische, histologische und embryologische Untersuchungen über den Verdauungstraktus von *Eudytes chrysocome*. 2 Taf. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 74. pag. 173—236. 1901; auch Diss. phil. Leipzig. 1901. 91 pag.
- Beddard, Frank E. (01), Notes on the broad-nosed Lemur. *Hapalemur simus*. Proceedings of the zool. Soc. 1901. Vol. 1. Part. 1. pag. 121—129. Mit 5 Figuren. London. 1901.
- Bingham, John J. (01), Transposition of Rektum. The British medical Journ. Vol. 1. for. 1901. pag. 705. London. 1901.
- Böninghausen-Budberg, Roger, Frhr. v. (01), Über den Dickdarm erwachsener Menschen und einiger Mammalien, welcher dem Dickdarm des dritten menschlichen Entwicklungsmonates ähnlich ist. Med. Inaug.-Diss. Jurjew (Dorpat). 66 pag. 1901.
- Bordas, L. (01), Morphologie de l'appareil digestif des Dytiscidae. Compt. rend de l'Acad. de sc. Paris. Tome 132. pag. 1580—1582. 1901.
- Botezat, Eugen (02), Über das Verhalten der Nerven im Epithel der Säugetierzunge. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 71. H. 2. pag. 211—226. Mit 1 Taf. 1902.
- Derselbe, P. (01), Contribution à l'étude des anomalies du foie. Bull. de la Soc. des Sc. et des Natural. de Jassy. Mars-Avril. 1901.
- Bovero, Alfonso (02), Ricerche morfologiche sul musculus cutaneo-mucosus labii. 60 pag. 1 Taf. Accademia Reale delle scienze di Torino. (Anno 1901—1902.) Torino. 1902.
- Browicz, Tadeusz (01), Budowa przewodów żółciowych międzykomórkowych i ich stosunek do naczyń krwionośnych włoskowatych. 1 Taf. T. 38. Rozprawy Wydz. Mat. Przyr. Akad. 1901. 9 pag. Gr. 8°. (Struktur der Gallengänge und Zusammenhang mit den Blutkapillaren.)
- Derselbe (02a), Bemerkungen zum Aufsatz R. Heinz: Über Phagocytose der Lebergefäßendothelien. Arch. mikrosk. Anat. u. Entw. Bd. 60. H. 1. pag. 177—181. 1902.
- Derselbe (02b), Einige Bemerkungen über die Leberzelle. Bull. de l'Acad. des sc. de Cracovie. Cl. de sc. math. et nat. pag. 130—135. Février. 1902.
- Derselbe (02c), Meine Ansichten über den Bau der Leberzelle. Mit 1 Taf. Arch. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 168. Heft 1. pag. 1—22. 1902.
- Burne, R. H. (99), On the bile ducts of the Common Otter (*Lutra vulgaris*). 1 Fig. Journal of Anat. Vol. 33. Proc. of the anat. soc. of Great Britain and Ireland. pag. 20—21. 1899.
- Buy, Jean (01), Anatomie du côlon transverse. 24 Fig. Thèse de doctorat en méd. Toulouse. 1901. 239 pag.
- Bywater, H. (01) Harvard, Case of bifid tongue. 1 Fig. British med. Journ. 1901. Nr. 2128. pag. 1085. 1901. (Kongenitale Missbildung.)
- Cabbibe, G. (01), Contributo allo studio istologico della cistifellea e del coledoco. Atti d. R. Accad. d. Fisiocritici in Siena. Ser. 4. Vol. 12. Anno Accad. 209. pag. 437—441. Siena 1901.
- Colleville (02), Malformation congénitale de l'oesophage. Gaz. des Hôpitaux de Toulouse 1902. Nr. 5. pag. 33.
- Cordes, Louise (01), Congenital occlusion of the duodenum. Proc. New York pathol. Soc. N. S. Vol. 1. Nr. 3. pag. 70. 1901.
- Crauste (01), Contribution à l'étude des divisions congénitales de la langue, Thèse de doctorat en méd. Bordeaux. 1901.
- Diamare, V. (01), Cisti epiteliali nel cosiddetto pancreas dei Petromizonti. Rendic. della seconda assemblea ord. dell' unione zool. ital. in Napoli. Monit. zool. ital. Anno 12. Nr. 7. pag. 194—195. 1901.
- Dieulaufé, Léon (01a), Origine et constitution du muscle releveur de l'anus. 6 Fig. Journ. de l'Anat. et de la Physiol. Année 37. Nr. 4. pag. 385—408. 1901.

- Dieulafoy, Leon (01b), Sinus veineux du foie du phoque. Fig. Bibliogr. anat. T. 9 Fasc. 5.6. pag. 233—238. Mit 2 Fig. 1901.
- Dwight, Thomas (01), Demonstration of a model of the abdominal viscera. Boston med. and surg. Journ. Vol. 145. Nr. 7. pag. 179—181. Mit 5 Fig. 1901.
- Enriques, Paolo (01), Il fegato dei Molluschi e le sue funzioni. Ricerche prevalentemente microscopiche. 3 Taf. Mitt. a. d. Zool. Stat. Neapel. Bd. 15. Heft 3. pag. 281—407. 1901.
- Eppinger, Hans (02), Beiträge zur normalen und pathologischen Histologie der menschlichen Gallenkapillaren. Mit 1 Taf. (Aus dem pathol.-anat. Institut in Graz.) Beitr. z. pathol. Anat. u. allg. Path. Bd. 31. Heft 2. pag. 280—295. 1902.
- Exner, Alfred (02), Wie schützt sich der Verdauungstrakt vor Verletzungen durch spitze Fremdkörper. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 89. pag. 253—280. Bonn. 1902.
- Favaro (01a) Lombroso, Treves ed Olivetti (1901), Le pieghe laterali dei solchi vestibolari delle bocca. M. Fig. Arch. d. Psich., Sc. penali ed Antropol. crim. Vol. 22. Fasc. 1.2. pag. 34—39. 1901.
- Derselbe, G. (01b), Le pieghe laterali del solco vestibolare superiore della bocca. Monit. zool. ital. Vol. 12. pag. 61. 1901. (Kurze Übersicht über die Resultate der folgenden Arbeit.)
- Derselbe (01c), Contributo alla filogenesi ed all' ontogenesi del vestibolo orale. 1 Taf. Ricerche fatte nel Laborat. di Anat. norm. d. R. Univ. di Roma ed in altri Laborat. biol. Vol. 8. Fasc. 2. pag. 157—179. 1901.
- Galeotti, G. (01), Sull' importanza del nucleo cellulare nei processi di secrezione. Monit. zool. ital. Vol. 12. pag. 81—82. 1901.
- Gandy et Griffon (01), Pancréas surnuméraire. Bull. et Mém. de la Soc. anat. de Paris. Année 76. (Sér. 6. T. 3.) Nr. 7. pag. 451—458. 1901.
- Gaupp, Ernst (01b) Ecker's, A., und Wiedersheims Anatomie des Frosches. Auf Grund eigener Untersuchungen durchaus neu bearbeitet. Abt. 3. Hälfte 1. (Lehre von den Eingeweiden. Mit 95 zum Teil mehrfarbigen, in den Text gedruckten Abbildungen. Aufl. 2. Braunschweig, Vieweg & Sohn. 438 pag. 1901.
- Derselbe (01c), Bemerkung betreffend das Epithel auf den Papillen der Froschzunge. Anat. Anz. B. 20. Nr. 10/11. pag. 169—170. 1901.
- Gegenbaur, Carl (01), Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. 2. Bd. Darmsystem und Atmungsorgane, Gefäßsystem, Harn- und Geschlechtsorgane (Urogenitalsystem). Mit 355 Fig. im Text und dem Register für beide Bände. 696 pag. 1901.
- Gentes, L. (01), Morphologie et structure des îlots de Langerhans chez quelques Mammifères. Évolution et signification des îlots en général. 20 Fig. Thèse de doctorat en méd. Bordeaux 67 pag. 1901.
- Giacomini, E. (00b), Sulle così dette glandule salivari dei Petromizonti. Ann. d. Facoltà di Med. e Mem. d. Accad. med.-chir. di Perugia. Vol. 12. 1900. Fasc. 3/4. pag. 234—238. (Ref. in Arch. ital. de biol. Tome 36. pag. 341. 1901.)
- Giannelli, L. (99a), Sul pancreas intraepatico negli Anfibi urodoli. Atti della R. Accademia dei fisiocritici in Siena. Ser. 4. Vol. 11. Anno Accad. 208. Nr. 4. pag. 137. Siena 1899.
- Derselbe, L. (99d), Sul significato degli accumuli di Langerhans. Atti della R. Accad. dei fisiocritici in Siena. Ser. 4. Vol. 11. Anno Accad. 208. Nr. 8—10. pag. 406. Siena 1899.
- Glaessner, Karl (01c), Über die Funktion der Brunnerschen Drüsen. Beiträge zur chemischen Physiol. u. Path. Bd. 1. pag. 105—113. 1901.
- Gliniski, L. K. (01), Przypadek trzustki dodatkowej w ścianie zoladka, oraz o wadach rozwojowych trzustki w ogóle. Przegl. lek. Kraków. 40. pag. 29—31, 44—47. (Sur

- un cas du pancréas additionnel dans la paroi de l'estomac, et sur les défauts du développement du pancréas en général.) 1901.
- Hammar, J. Aug. (01), Notiz über die Entwicklung der Zunge und der Mundspeicheldrüsen beim Menschen. *Anat. Anz.* Bd. 19. pag. 570—575. 1901.
- Derselbe (02), Studien über die Entwicklung des Vorderdarms und einiger angrenzenden Organe. I. Abteil. Allgemeine Morphologie der Schlundspalten beim Menschen. Entwicklung des Mittelohrraumes und des äusseren Gehörganges. Mit 4 Tafeln. *Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.* Bd. 59. H. 4. pag. 471—628. 1902.
- Hári, Paul (01), Über das normale Oberflächenepithel des Magens und über Vorkommen von Randsaumepithelien und Becherzellen in der menschlichen Magenschleimhaut. 1 Tafel und 2 Tabellen. *Arch. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 58. pag. 685—726. 1901.
- Heinz, R. (01a), Eine einfache Methode zur Darstellung der Gallenkapillaren. *Arch. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 58. pag. 567—575. Mit 1 Taf. 1901.
- Derselbe (01b), Über Phagocytose der Lebergefäß-Endothelien. *Arch. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Mit 1 Taf. Bd. 58. pag. 576—580. 1901.
- Helly, Konrad (02), Bemerkungen zum Aufsatz Völkers: Beiträge zur Entwicklung des Pankreas bei den Amnioten. *Arch. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 60. pag. 174—176. 1902.
- Herzog, Maximilian (02), Zur Histo-Pathologie des Pankreas beim Diabetes mellitus. Mit 1 Taf. *Arch. pathol. Anat. u. Physiol.* Bd. 168. Heft 1. pag. 83—90. 1902.
- Heuss, E. (00), Über postembryonale Entwicklung von Talgdrüsen in der Schleimhaut der menschlichen Mundhöhle. *Monatsh. f. prakt. Dermat.* Bd. 31. Nr. 11. pag. 501—513. 1900.
- Holmgren, Emil (02), Einige Worte über das „Trophospongium“ verschiedener Zellarten. *Anat. Anz.* Bd. 20. Nr. 18. pag. 433—440. Mit 8 Abb. 1902.
- Impallomeni (01), Inversione totale dei visceri. *Boll. d. Soc. Lancisiana d. Ospedali di Roma.* Anno 20. Fasc. 1. pag. 233. 1901.
- Jouvenel, F. (01), Les croissants de Giannuzzi chez le mouton. 2 Fig. *Compt. Rend. de l'Associat. des Anatomistes.* Sess. 3. Lyon 1901. pag. 21—24. Nancy 1901.
- Kallius (01b), Beiträge zur Entwicklung der Zunge. *Verh. der anat. Ges.* 15. Vers. in Bonn. pag. 41—42. *Ergänzungsh. z. 19. Bd. d. Anat. Anz.* Jena 1901.
- Kirmisson, E. (01), Persistance du diverticule de Meckel ouvert à l'ombilic, avec prolapsus de la muqueuse intestinale, chez un enfant de cinq mois; laparotomie; extirpation du diverticule; guérison. *Bull. et mém. de la soc. de chirurgie.* T. 27. Nr. 29. pag. 892—897. 1901. (Missbildung.)
- Kranenburg, W. R. H. (01), Sur les cellules des glandes de l'estomac qui sécrètent de l'acide chlorhydrique et celles qui sécrètent de la pepsine. (Travail du Laboratoire de Physiologie de l'Univ. d'Utrecht.) avec 2 pl. 65 pag. *Archives Teyler.* Sér. II. Tome 7. 4. partie. Haarlem 1901.
- Krause, R. (01), Beiträge zur Histologie der Speicheldrüsen. Über die Ausscheidung des indig-schwefelsauren Natrons durch die Glandula submaxillaris. *Arch. mikrosk. Anat. u. Entw.* Bd. 59. Heft 3. pag. 407—417. Mit 1 Taf. 1901.
- Krumbein (01), Ein Fall von Situs transversus viscerum. *Deutsche militärärztliche Zeitschr.* Jahrg. 30. H. 4. pag. 228—230. 1901.
- Kuczynski, Antoni (01), Oddział trawienkowy kanalu pokawego, oraz trzustka i watroba, in: Hoyer, Henryk sen., Podrecznik histologii ciała ludzkiego (Verdauungsteil des Darmkanales, Leber und Pankreas, in: Hoyer, H. sen., Handbuch der Histologie des Menschen). Warszawa, pag. 226—258. 1901.
- Laguesse (98), siehe: Poirier, *Traité.* Tome 4. Fasc. 3.
- Derselbe (99c), Origine du Zymogène. *Compt. rend. de la soc. de biol.* 28 Oct. 1899. pag. 823.

- Laguesse (01b), Sur la structure du pancréas chez quelques ophidiens et particulièrement sur les îlots endocrines. 1 Taf. Arch. d'Anat. microsc. T. 4. Fasc. 1/2. pag. 157—218. 1901.
- Launoy, L. (01), Sur la présence de formations ergastoplasmiques dans les glandes salivaires des Ophidiens. Compt. rend. soc. biol. Paris. T. 53. Nr. 25. pag. 742—743. 1901.
- Leonard, de Vinci (01), Notes et dessins sur le Thorax et l'Abdomen. Respiration-Diaphragme-Viscères-Cage thoracique. Feuilletts inédits, reproduits d'après les originaux conservés à la bibliothèque du Château de Windsor. Paris. E. Rouveyre. 18 Facsim. Fol. 1901.
- Lilienfeld, S. (02), Zur Kastristik der angeborenen Missbildungen des Dünndarms. Deutsche Zeitschr. f. Chir. Bd. 62. H. 5/6. pag. 617—620. 1902.
- Macarney, Duncan (01), Case of undeveloped colon. Glasgow med. Journ. Vol. 56. Nr. 2. pag. 117. 1901.
- Mac Callum, J. B. (01), Development of the Pigs intestine. 2 Taf. Bull. Johns Hopkins Hospital. Vol. 12. Nr. 121/123. 1901.
- Mail, F. P. (00a), On the origin of the lymphatics in the liver. Proceed. of the assoc. of american anatomists. pag. 185—192. Mit 1 Textfig. 1900.
- Derselbe (00b), On the Development of the human diaphragm. Proceed. of the assoc. of american anatomists pag. 213—250. Mit 45 Textfig. 1900.
- Derselbe (01a), The Origin of the Lymphatics of the Liver. Assoc. american anatomists. Science. N. S. Vol. 13. Nr. 321. pag. 293. 1901.
- Derselbe (01b), On the origin of lymphatics in the liver. 1 Fig. Bull. Johns Hopkins Hosp. Vol. 12. Nr. 121—123. pag. 146—148. Mit 1 Fig. 1901.
- Manjkowsski, A. F. (00), K mikroфизиologii podshelndotschnoi shelery; snatschenie oostrowow Langerhansa. Kiew 1900. 149 pag. (Zur Mikrophysiologie des Pankreas; die Bedeutung der Langerhansschen Inseln.)
- Mankowski, A. (01), Über die mikroskopischen Veränderungen des Pankreas nach Unterbindung einzelner Teile und über einige mikroskopische Besonderheiten der Langerhansschen Inseln. 1 Taf. Arch. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 59. H. 2. pag. 286—294. 1901.
- Maziarski, Stanislaw (01a), Przewodni oddzial narządów trawienia i zmysł smaku, in Hoyer, Henryk sen., Podrecznik histologii ciała ludzkiego (Partie conductrice des organes digestifs et le sens du goût, in: Hoyer, H. v., Handbuch der Histologie des Menschen). Warszawa. pag. 187—226. 1901.
- Derselbe (01b), Ueber den Bau und die Einteilung der Drüsen. 4. Taf. Anat. Hefte. Abt. 1. Arb. a. anat. Inst. H. 58. (Bd. 18. H. 1.) pag. 171—238. 1901.
- Melnikow-Raswedenkow, N. (99), Histologische Untersuchungen über das elastische Gewebe in normalen und in pathologisch veränderten Organen. Beitr. zur pathol. Anat. u. allg. Pathol. Bd. 26. pag. 546—588. 1899.
- Merkel, Fr. (01), Die Pars ampullaris recti (Topographische Anatomie). Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 10. 1900. pag. 524—546. Wiesbaden 1901.
- Metzner, Rudolf (01), Untersuchungen an Megastoma entericum Grassi aus dem Kaninchendarm. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 70. pag. 299—320. Mit 1 Taf. 1901.
- Mitchell, P. Chalmers (01), On the Intestinal Tract of Birds; with Remarks on the Valuation and Nomenclature of Zoological Characters. 3 Taf. u. 75 Fig. Trans. Linnean Soc. London. Ser. Zool. Vol. 8. Part. 7. pag. 173. 1901.
- Neuville, Henri (01), Contribution à l'étude de la vascularisation intestinale chez les cyclostomes et les sélaciens. Annales des sciences nat. Zoologie. Tome 13. pag. 1—116. Mit 1 Taf. und 22 Fig. 1901. (Auch Thèse sc. Paris. 1901.)
- Nikolaides, R. (99), Über den Fettgehalt der Drüsen im Hungerzustande. Archiv f. Anat. u. Phys. Physiol. Abt. Jahrg. 1899. pag. 518—524. Mit 1 Taf. 1899.

- Ombrédanne, L. (01), Absence de coalescence du mésocôlon ascendant et d'une partie du mésoduodénum. Cul-de-sac péritonéal rétro-rénal et feuillet de Zuckerkandl. Appendice pré-rénal. Bull. et Mém. Soc. Anat. Paris. Année 76. Sér. 6. T. 3. Nr. 4. pag. 288—289. 1901.
- Orlandi, S. (01), Sulla struttura dell' intestino della Squilla mantis Rond 2 Taf. Boll. d. Musei di Zool. d. Musei di Zool. e Anat. Comp. d. R. Univ. di Genova. Nr. 107 22 pag. 1901. (Squillidae, Somatopoda-Crustacea.)
- Orrù, E. (00a), Sullo sviluppo del pancreas e del fegato nel *Gongylus ocellatus*. (Bull. R. Acc. Medica di Roma. An. 25. Fasc. 3—7. pag. 303—318. Roma 1899. Con. 2 tav.) Monit. zool. ital. Anno 11. Nr. 2. pag. 33—34. 1900.
- Derselbe (00b), Sullo sviluppo degli isoletti del Langerhans nel *Gongylus ocellatus*. 1 Taf. Monit. Zool. ital. Anno XI. Nr. 4. pag. 119—124. 1900.
- Ottolenghi, D. (01), Sur la transplantation du pancréas. (Giornale della R. Accad. di Medicina di Torino. Vol. 7. Année 64. Fasc. 7. 1901.) Arch. ital. de biol. Tome 36. Fasc. 3. pag. 447—454. 1901.
- Pensa, A. (01), Sulla fina distribuzione dei nervi nelle glandole salivari. 1 Taf. Rendic. d. R. Istit. Lombardo di Sc. e Lett. Ser. 2. Vol. 34. Fasc. 5. pag. 362—369. 1901. (Ref. von Fusari in: Arch. ital. de biol. Vol. 36. pag. 477. 1901.)
- Perondi, G. (01), Ricerche anatomiche sul cieco e sulla appendice. Il Policlinico. Anno 8. Vol. 8—C. Fasc. 3. pag. 112—123. 1901.
- Pflüger, E. (02), Über Kalkseifen als Beweise gegen die in wässriger Lösung sich vollziehende Resorption der Fette. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 89. pag. 211—226. Bonn 1902.
- Piper, Hans (02), Die Entwicklung von Leber, Pankreas und Milz bei den Vertebraten. Historisch-kritische Studien. Med. Inaug.-Diss. Freiburg i. B. 95 pag. und eine Tabelle. Freiburg i. B. 1902.
- Poirier, Paul (95 und 00), Traité d'Anatomie humaine. Paris. Tome 4. Fasc. 1. Tube digestif 1895. Fasc. 3. Annexes du tube digestif et péritoine. 1900.
- Quervain, F. de (01), Über Rechtslagerung des ganzen Dickdarms und partiellen Situs inversus. 4 Fig. Arch. f. klin. Chir. Bd. 65. H. 2. pag. 256—265. 1901. (Lageanomalie.)
- Derselbe (01), Des positions anormales de l'intestin. 5 Fig. La Semaine méd. 1901. Nr. 41. pag. 231—235.
- Ribbert, Hugo (02), Zur Kenntnis der Traktions-Divertikel des Ösophagus. Virch. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 167. pag. 16—29. 1902. („Entwicklungsstörung“.)
- Ricketts, B. (01), Merrill, The Appendix vermiformis and Caecum. A comparative study (1814—1901). Journ. of the American Med. Assoc. Vol. 36. Nr. 22. pag. 1536—1538. 1901.
- Roberts, Frederick T. (01), The rational and comprehensive study of the hepatic system. Edinburgh med. Journ. Vol. 51. N. Ser. Vol. 9. pag. 409—422 und pag. 530—552. 1901.
- Ruge, Georg (02), Die äusseren Formverhältnisse der Leber bei den Primaten. Eine vergleichend anatomische Untersuchung. Mit 25 Fig. im Text. Morph. Jahrb. Bd. 29. H. 4. pag. 450—552. 1902.
- Sabourin (00), Les communications porto-sus-hépatiques directes dans le foie humain. 9 Fig. Rev. de méd. T. 20. pag. 74—83. 1900.
- Derselbe, Ch. (01), Étude comparée du foie de l'homme et du foie du cochon. Rev. de méd. Mai. année 21, pag. 384—405. Mit 34 Fig. 1901.
- Saint-Hilaire, C. (01), Über die Struktur der Speicheldrüsen einiger Mollusken. Tageblatt 5. internat. Zool.-Kongr. Berlin 1901. Nr. 8. pag. 17—18.

- Saltykow, Anna (01), Beitrag zur Kenntnis der hyalinen Körper und der eosinophilen Zellen in der Magenschleimhaut und in anderen Geweben. 2 Taf. Züricher med. Diss. 1900 1901. Zürich 1901. 77 pag. (Referat siehe in Schwalbes Jahresbericht. N. S. Bd. 7.)
- Sata, A. (00), Über das Vorkommen von Fett in der Haut und in einigen Drüsen, den sogenannten Eiweissdrüsen. Beitr. z. path. Anat. Bd. 27. pag. 555—574. Mit 4 Textf. Jena 1900.
- Schäfer, E. A. (02), On nutritive channels within the liver cells which communicate with the lobular capillaries. Anat. Anz. Bd. 21. pag. 18—20. Mit 1 Fig. 1902.
- Schmidt, M. B. (02), Über die Beziehung der Langerhansschen Inseln des Pankreas zum Diabetes mellitus. Münch. med. Wochenschr. Nr. 2. 1902.
- Sérégé (01), Contribution à l'étude de la circulation du sang portée dans le foie et les localisations lobaires hépatiques. Journ. de Médecine de Bordeaux. Nr. 16/18. pag. 271. 1901.
- Sobotta, J. (02), Atlas und Grundriss der Histologie und mikroskopischen Anatomie des Menschen. 80 Taf. u. 68 Fig. im Text. München, Lehmann. XXIV. u. 247 pag. 1902.
- Ssobolew, L. W. (00), Über die Struktur der Bauchspeicheldrüse unter gewissen pathologischen Bedingungen. Vorl. Mitteil. Centralbl. allg. Path. u. path. Anat. Bd. 11. pag. 202—203. 1900.
- Derselbe (02), Zur normalen und pathologischen Morphologie der inneren Sekretion der Bauchspeicheldrüse. (Die Bedeutung der Langerhansschen Inseln.) Mit 2 Taf. Arch. f. pathol. Anat. u. Phys. Bd. 168. H. 1. pag. 91—128. 1902. (Übersetzung der in russischer Sprache als Inaugural-Dissertation im Frühling 1901 erschienenen Arbeit.)
- Stahr, Hermann (01), Über die Papillae fungiformes der Kinderzunge und ihre Bedeutung als Geschmacksorgan. Mit 4 Taf. Zeitschr. f. Morph. u. Anthr. Bd. 4. H. 2. pag. 199—260. 1901.
- Stangl, Emil (01), Zur Histologie des Pankreas. Wien. klin. Wochenschr. Jahrg. 1901. Nr. 41. Mit 1 Taf.
- Stern, Julius (01), Kongenitale Anomalien der Uvula und des weichen Gaumens. Inaug.-Diss. Würzburg. 17 pag. 1901.
- Sudler, M. T. (00), The architecture of the gall-bladder. Proceed. of the assoc. of american anatomists. pag. 177—184. Mit 3 Taf.
- Derselbe (01), Architecture of the Gallbladder. 2 Taf. Bull. Johns Hopkins Hospital. Vol. 12. N. 121 123. pag. 126—129. Mit 2 Taf. 1901.
- Sussbach (01), Der Darm der Cetaceen. Inaug.-Diss. phil. Breslau. 1901. 48 pag. (Erschienen Jena. G. Fischer. 1901.)
- Szubinski, Alfred (99a), Beiträge zur feineren Struktur der Leberzelle mit besonderer Berücksichtigung der Pathogenese des Ikterus. Mit 2 Taf. Beiträge zur pathologischen Anat. u. allg. Pathol. Bd. 26. pag. 446—469. 1899.
- Derselbe (99b), Nachtrag zu „Beiträge zur feineren Struktur der Leberzelle mit besonderer Berücksichtigung der Pathogenese des Ikterus“. Beiträge zur pathol. Anat. u. allg. Pathol. Bd. 26. pag. 589—590. 1899.
- Tchacaloff, B. (01), Recherches anatomiques sur l'oblitération de l'appendice vermicaire. Thèse méd. Genève 1900—1901. 42 pag. 1901.
- Tittel, Karl (01), Über eine angeborene Missbildung des Dickdarms. 4 Fig. Wiener klin. Wochenschr. Jahrg. 14. Nr. 39. pag. 903—907. 1901.
- Tschassownikow, S. (00), O stroenii i funkczionalnych ismenenijach kletok podshelnodotschnoi shelesy. Warschawa. 118 pag. 2 Taf. (Über den Bau und die funktionellen Veränderungen der Zellen des Pankreas.) 1900.

- Vetter, W. J. (01), Een geval van situs inversus viscerum completus med complicaties. *Nederland. Weekbl. Bd. 1. Nr. 19.* 1901.
- Vigier, P. (00), *Le Nucléole. Morphologie-Physiologie.* 114 pag. Paris 1900.
- Derselbe (01a), Sur l'origine des parasomes ou pyrénosomes dans les cellules de la glande digestive de l'écrevisse. *Compt. rend. de l'Acad. d. sc. Paris.* 1901.
- Derselbe, (01b), Les pyrénosomes (parasomes) dans les cellules de la glande digestive de l'écrevisse. *Compt. rend. de l'Assoc. des anatomistes. 3. sess. Lyon.* 1901.
- Vignon, P. (01), Sur l'histologie de la branchie et du tube digestif des Ascidies. *Compt. rend. acad. sc. Paris. T. 132. Nr. 11. pag. 714—716.* 1901.
- Völker (01), Beiträge zur Entwicklung des Pankreas bei den Amnioten. 21 Fig. *Arch. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 59. H. 1. pag. 62—93.* 1901.
- Weber, A. (02), Les premières phases du développement du pancréas chez le canard. *Bibl. anat. Tome 10. pag. 91—94.* 1902.
- Webster, George W. (01), Complete transposition of the viscera. *Med. News. Vol. 78. Nr. 9. pag. 342.* 1901.
- Weichselbaum, A., und Stangl, E. (01), Zur Kenntnis der feineren Veränderungen des Pankreas bei Diabetes mellitus. Mit 1 Tafel. *Wiener klin. Wochenschr. Jahrg. 1901. Nr. 41.*
- Westermann, C. W. J. (01), Over slijmvlies divertikels van den darm. *Nederland. Weekbl. 1901. Nr. 4.*
- Wiedersheim, R. (02), *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.* 5. Aufl. 686 pag. mit 1 Taf. und 379 Textfig. Jena. 1902.
- Wolff, Max (02), Über die Ehrlichsche Methylenblaufärbung und über Lage und Bau einiger peripheren Nervenendigungen. *Arch. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. pag. 155—188. Mit 1 Taf.* 1902.
- Zander, Paul (01), Über Talgdrüsen in der Mund- und Lippenschleimhaut. 1 Figur. *Monatsh. f. prakt. Dermatol. Bd. 33. Nr. 3. pag. 104—118.* 1901.
- Zuckermandl, E. (00), Zur Anatomie von *Chiromys madagascarensis*. Mit 10 Taf. und 9 Textfig. *Denkschr. k. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. 68. pag. 89—200.* Wien. 1900.

b) Ältere im folgenden berücksichtigte Litteratur, deren Titel bereits in früheren Bänden dieser Ergebnisse figurieren:

- Barpi, U. (01), Intorno ai vasi aberranti del fegato dei solipedi. *Rendic. Seconda Assemblea ordin. Unione Zool. Ital. Napoli. 1901. Monit. Zool. Ital. Anno 12. Nr. 7. pag. 186.* 1901.
- Barpi, Ugo e Tornello, Saverio Gaetano (01), I vasi aberranti del fegato dei solipedi. Ia. Nota Ricerche macroscopiche ed istologiche. *Monit. Zool. Ital. Anno 12. Nr. 4. 12 pag. 1 Taf.* 1901.
- Bolay, R. (99), Recherches sur les glandes de la vésicule biliaire à l'état normal et pathologique. Thèse de doctorat en médecine. Lausanne. 1899. 8°. 35 pag. (B. 9. dieser Ergebnisse, pag. 85, steht unrichtig. Bolag.)
- Browicz, T. (00a), Bau der intraacinosen Blutkapillaren und ihr Verhältnis zu den Leberzellen. Mit 1 Taf. 12 pag. *Bull. internat. de l'Acad. des sciences. de Cracovie. Mai.* 1900.
- Derselbe (00b), Haben die intercellulären Gallengänge eigene Wandungen. Mit 1 Taf. *Bull. de l'Académie des Sciences de Cracovie. pag. 358—367. Novembre.* 1900.
- Cavalié, M. (01), La vésicule biliaire et l'artère cystique chez l'homme. *Compt. rend. 13. Congrès internat. de Méd. Paris. 1900. Section d'Anat. descript. et comp. pag. 110—112.* 1901.
- Ciaccio, G. V. (00), Della lingua degli Psittaci e sua struttura. *Rendic. de Sess. d. R. Accad. d. Sc. di Bologna, N. S. Vol. 4. (1899—1900.) Fasc. 4. pag. 142—143.* 1900.

- Fütterer, Gustav (00), Die intracellulären Wurzeln des Gallengangs-systems, durch natürliche Injektion sichtbar gemacht und die ikterische Nekrose der Leberzellen. Arch. f. path. Anat. Bd. 160. pag. 394—407. Mit 3 Taf. 1900.
- Gaule, Alice (01), Die geschlechtlichen Unterschiede in der Leber der Frösche. 1 Taf. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 84. pag. 1—5. 1901.
- Gaupp, E. (01a), Über den Muskelmechanismus bei den Bewegungen der Froschzunge. 5 Fig. Anat. Anz. Bd. 19. Nr. 16. pag. 385—396. 1901.
- Giacomini, ERCOLO (00a), Sul pancreas dei Petromizonti con particolare riguardo al pancreas di Petromyzon marinus. Con 4 fig. Verh. Anat. Ges. 14 Vers. Pavia. 1900. Ergänzungsh. Anat. Anz. Bd. 18. pag. 44—52. (Vergleiche auch das Referat von v. Koelliker in dessen kurzem Bericht über den anatomischen Kongress zu Pavia 1900. pag. 26—27.)
- Gianelli, L. (99b), Pancreas intraepatico negli Anfibi urodeli. 1 Taf. Monit. zool. ital. Anno 10. Suppl., 10. Nov. pag. XXXIX—XLVI. 1899.
- Derselbe (99c), 1. Sul modo di comportarsi dei condotti escretori del pancreas e del fegato negli Anfibi urodeli ed Anuri. — 2. Sulla disposizione degli accumuli di Langerhans nel pancreas degli Anfibi urodeli. Atti d. R. Accad. d. Fisiocritici in Siena. Ser. 4. Vol. 11. pag. 233—235. Siena 1899.
- Derselbe (00a), Corpi di Langerhans nei mammiferi. Verh. Anat. Ges. 14. Vers. Pavia. 1900. Ergänzungsh. zum Anat. Anz. Bd. 18. pag. 215. 1900.
- Derselbe (00b), Sul valore morfologico degli accumuli di Langerhans. Atti di R. Accad. dei Fisiocritici in Siena. Ser. 4. Vol. 12. Nr. 2. pag. 106—113. 1900.
- Heidenhain, M. (00), Über die Centralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von Proteus, sowie über ihr Verhältnis zu den Idiozomen, Chondromiten und Archoplasmaschleifen. Nebst einem Anhang: Orientierungstabelle über die wabigen, fädigen und membranösen Differenzierungen des Zellkörpers. Anat. Anz. Bd. 18. pag. 513—550. Mit 8 Abb. 1900.
- Huber, G. C. (00), A Text-Book of Histology by A. A. Böhm and M. v. Davidoff. Edited, with extensive Additions to both Text and Illustrations by G. C. Huber. Translat. by H. H. Cushing. Philadelphia. 1900.
- Kallius, E. (01a), Beiträge zur Entwicklung der Zunge. Teil 1. Amphibien und Reptilien. 5 Taf. u. 53 Fig. Anat. Hefte. Abt. 1. Arb. a. anat. Institut. H. 52/53. (Bd. 16, H. 3/4.) pag. 531—760. 1901.
- Kantorowicz, Lothar (99), Zur Histologie des Pankreas. Vet.-med. Inaug.-Diss. Giessen. 44 pag. 1 Taf. 1899.
- Kohn, Alfred (00), Über innere Sekretion. (Nach einem Vortrag, gehalten in einer Sitzung des Vereins deutscher Aerzte in Prag.) Prager med. Wochenschr. XXV. Nr. 41—42. 1900.
- Laguesse, E. (99a), Canalicules intercellulaires radiales (capillaires de sécrétion) dans le pancreas du mouton. Annales de la soc. de médecine de Gand. 13 pag. Gand. 1899.
- Derselbe (99), Corpuscules paranucléaires (parasomes) filaments basaux et zymogène dans les cellules sécrétantes (pancréas, sous-maxillaire). Cinquantenaire de la Soc. de Biol. Vol. jub. publ. par la Soc. 7 pag. 1899.
- Derselbe (00), Sur la répartition du tissu endocrine dans le pancréas des Ophidiens. Compt. rend. Soc. Biol. Paris. Tome 52. pag. 800—801. 1900.
- Derselbe (01a), Sur les paranucléi et le mécanisme probable de l'élaboration dans la cellule pancréatique de la salamandre. Compt. rend. 13. Congrès internat. de Méd. Paris. 1900. Section d'Anat. descript. et comp. pag. 3—9. 1901.
- Lange, E. (00), Untersuchungen über Zungenranddrüsen und Unterzunge bei Mensch und Ungulaten. 3 Taf. u. 3 Fig. Inaug.-Diss. Giessen. 37 pag., 1900, (auch Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk. Bd. 24. H. 4 u. 5.)

- Livini, F. (99), Sulla distribuzione del tessuto elastico in varii organi del corpo umano. 3. Nota. Monit. zool. ital. Vol. 10. pag. 12—23. 1899.
- Mathews, Albert (99), The Changes in structure of the Pancreas Cell. A consideration of some Aspects of Cell Metabolism. 3 Taf. Journ. of Morph. Vol. 15. 1899. Suppl. pag. 171—222.
- Mayr, J. (00), Über den histologischen Bau einiger Organe unserer Haustiere. Verh. Ges. deutscher Naturf. u. Ärzte. 71. Vers. München. 1899. Teil. 2, Hälfte 2. pag. 634—635. 1900.
- Nattan-Larrier, L. (00), Note sur la structure du foie du cobaye nouveau-né. Compt. rend. soc. Biol. T. 52. pag. 883—884. 1900.
- Opie, Eugene L. (00), On the histology of the islands of Langerhans of the pancreas. Johns Hopkins Hospital Bulletin. Vol. XI. Nr. 114. September 1900. pag. 205—209. Baltimore. 1900.
- Derselbe (01a), On the relation of chronic interstitial pancreatitis to the islands of Langerhans and to diabetes mellitus. Mit 2 Taf. The Journ. of exper. Medic. Vol. V. Nr. 4. pag. 397—428. 1901.
- Derselbe (01b), The Relation of Diabetes mellitus to lesions of the Pancreas. Hyaline Degeneration of the islands of Langerhans. Mit 1 Taf. The Journ. of exper. Med. Vol. V. Nr. 5. March. pag. 527—540. 1901.
- Oppel, A. (99a), Über die Zunge der Monotremen, einiger Marsupialier und von Manis javanica. 5 Taf. Zool. Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel, ausgeführt von R. Semon. Lief. 15. Bd. 4. Denkschr. Med.-naturwiss. Ges. Jena. 1899.
- Derselbe (99b), Zur Topographie der Zungendrüsen des Menschen und einiger Säugetiere. 1 Taf. Festschr. zum 70. Geburtstag v. Kupffers. Jena. G. Fischer. pag. 11—32. 1899.
- Derselbe (00), Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. In Verbindung mit zahlreichen Gelehrten herausgegeben. Teil 3. A. Oppel, Mundhöhle, Bauchspeicheldrüse und Leber. 10 Tafeln und 679 Fig. Jena. G. Fischer. (X, 1130 pag.) 1900.
- Putschkowski, Sergei (94), Über die Entwicklung und das Vorkommen der Geschmacksknospen. Dorpat (Jurjew). 78 pag. Mit 1 Taf. (Dissertation zur Erlangung des Grades eines Magisters der Veterinärwissenschaft.) 1894. (Russisch.) (Vergleiche das Referat von L. Stieda im 9. Band der Ergebnisse der Anat. und Entw.)
- Schmaus (00a), Zur Struktur der Leberzellen. Verh. d. Deutschen path. Gesellsch. 2. Tagung geh. zu München vom 18.—22. Sept. 1899. pag. 460—462. Berlin 1900.
- Derselbe (00b), Zur Struktur der Leberzellen. Verh. Ges. Deutscher Naturf. u. Ärzte. 71. Vers. München 1899. Teil. 2. Hälfte 2, pag. 42—43. 1900.
- Schulze, Walter (00), Die Bedeutung der Langerhansschen Inseln im Pankreas. 1 Taf. Arch. mikrosk. Anat. u. Entw. Bd. 56. pag. 491—509. 1900. (Auch Rostocker med. Diss. 1901.)
- Stieda, L. (00a), Über die älteste bildliche Darstellung der Säugetierleber. Verh. Ges. Deutscher Naturf. u. Ärzte. 71. Vers. München. 1899. Teil 2. Hälfte 2. pag. 452—453. 1900.
- Derselbe (00b), Anatomisch-archäologische Studien. 1. Über die ältesten bildlichen Darstellungen der Leber. 1 Taf. Anat. Hefte. Abt. 1. H. 49. (Bd. 15. H. 3.) pag. 671—720. 1900.
- Stoianoff, D. U. (00), Recherches sur la structure des voies biliaires chez le chien. Thèse de doctorat en médecine Toulouse. 1900. 51 pag. 2 Taf.
- Tribondeau (00), A propos de la communication de M. Laguesse. Compt. rend. soc. Biol. Paris. T. 52. pag. 801—802. 1900.

- Tribondeau (OI), Pancréas des ophiidiens. Compt. rend. 13. Congrès internat. de Méd. Paris 1900. Sect. d'Anat. descript. et comp. pag. 9—13. 1901.
- Zieler, Karl (OI), Zur Anatomie der umwallten Zungenpapillen des Menschen. Mit 1 Taf. Anat. Hefte. 1. Abt. H. 52/53. (Bd. 16. H. 3'4.) pag. 761—782. Wiesbaden. 1901.

Zunge.

Phylogenie der Wirbeltierzunge.

Die Zunge zeigt bei den verschiedenen Wirbeltiergruppen in ihrem inneren Bau und dementsprechend auch in ihrer äusseren Gestalt einen überaus grossen Wechsel. Bald sehen wir, dass die Zunge wie z. B. bei Fischen lediglich einen Schleimhautüberzug des mehr oder weniger weit frei in die Mundhöhle vorragenden Zungenbeinapparates darstellt und dass ihr dementsprechend auch nur eine sehr einfache Funktion zukommt. In anderen Fällen, z. B. bei manchen Amphibien, ist die Zunge ein hoch entwickelter Drüsenapparat, der durch eine in ihn einstrahlende Muskulatur eine grosse Bewegungsmöglichkeit erhält. Unter den Reptilien haben manche eine überaus drüsenreiche, andere eine drüsenarme Zunge, und der Wechsel in der äusseren Gestalt der Zunge ist hier ein so grosser, und die Zungengestalt ist eine so verschiedene aber doch für kleinere Gruppen charakteristische, dass z. B. einige Sauriergruppen untereinander nach dem Verhalten der Zunge unterschieden und gruppiert werden konnten, wofür die Namen Dickzüngler, Kurzzzüngler, Spaltzüngler und Wurmzüngler Zeugnis ablegen. Um noch ein Beispiel zu erwähnen, so erreicht bei den Säugetieren die Entwicklung der Eigenmuskulatur der Zunge einen so hohen Grad, dass die Zunge hier als das vielseitigst entwickelte Muskelorgan des Körpers bezeichnet werden muss, während die Drüsenbildungen sich spezialisieren und die in der Zunge selbst gelegenen Skeletbildungen zurücktreten, wenn auch innige Beziehungen zum Skelet erhalten bleiben.

Diese Verschiedenheiten in Bau und Gestalt haben den vergleichenden Anatomen schon manches zu denken gegeben und Carl Gegenbaur hat der Wirbeltierzunge eine Reihe von Arbeiten gewidmet, deren wesentlichstes Resultat war, die Zunge der Säugetiere entspreche gar nicht der Zunge niederer Wirbeltiere, sondern sei als eine neue Erwerbung der Säugetiere aus dem hinteren Teil der Zunge niederer Wirbeltiere (resp. deren Vorfahren) hervorgewachsen. Ein Rest jener primitiven Zunge niederer Wirbeltiere würde sich in der bei manchen Prosimiern vorkommenden sogenannten Unterzunge erhalten haben.

Bei dieser glänzenden Hypothese Gegenbaurs, der in meisterhafter Weise alles über die Zunge bekannte angepasst wurde, ist man Jahre lang stehen geblieben, eingewiegt von dem beruhigenden Gedanken, dass damit alles erledigt sei und dass neue Forschungsergebnisse nichts könnten, als den Rahmen der Gegenbaurschen Lehre weiter ausbauen.

Vor einigen Jahren bin ich (Oppel 99a und b vgl. auch den III. Teil meines Lehrbuches Oppel 00) der Lehre Gegenbaurs entgegengetreten, indem ich zu dem Resultate kam, dass die Muskulatur der Säugetiere nicht aus dem hinteren Teile der primitiven Zunge, sondern aus der ganzen primitiven Zunge niederer Wirbeltiere hervorgegangen ist, wobei es nur in einzelnen Fällen (bei Marsupialiern in geringerem, bei Prosimiern in höherem Grade, bei den Primaten nur angedeutet) zur Abtrennung einiger Teile der primitiven Zunge in Form einer Unterzunge gekommen ist. Ich bin zu dem Resultat gelangt, dass wir den ältesten Teil der Säugetierzunge in einem an der Basis der Zunge von der Oberfläche der Zungenwurzel über die Seitenränder zur Unterseite und an dieser nach vorn bis zur Unterseite des freien Teiles der Zunge verlaufenden Drüsenringe zu sehen haben, dem der von Papillen mit mechanischer Funktion überkleidete Teil der Zunge, in welchem die Muskelthätigkeit zur höchsten Ausbildung gelangt ist, als der am meisten veränderte Teil gegenübersteht. Wir haben demnach von einem primitiven Schleimdrüsenringe zu sprechen, der sich von der ursprünglichen Zunge, aus der die Säugetierzunge hervorgegangen ist, bis hinauf zum Menschen in wesentlichen Resten erhalten hat.

Meine Beweisführung gründete sich auf eine vergleichende Betrachtung der einzelnen die Zunge niederer und höherer Wirbeltiere zusammensetzenden Teile (Stützorgane, Muskeln, Schleimhautbildungen, unter diesen besonders Drüsen und Papillen). Hier seien nur einige der wesentlichsten Punkte meiner Beweisführung kurz genannt, um dem Leser eine Vorstellung davon zu geben, dass es sich in meiner Lehre nicht nur um eine verschiedene Deutung bezüglich der Phylogenese der Säugetierzunge handelt, sondern um eine wesentlich von der Gegenbaurs verschiedene Auffassung zahlreicher wichtiger der Wirbeltierzunge zusammensetzender Teile.

Hinsichtlich der Stützorgane lässt sich wohl als Kernpunkt der Gegenbaurschen Auffassung die Vorstellung bezeichnen, dass die Unterzunge der heutigen Prosimier ein ursprünglich selbständiges Gebilde darstelle, hervorgegangen aus einer primitiven Zunge niederer Wirbeltiere. Dieser Vorstellung Gegenbaurs kann ich aus dem

Grunde nicht beipflichten, weil bei niederen Wirbeltieren nirgends das von Gegenbaur geforderte Homologon vorhanden ist. Gerade bei den von Gegenbaur für die Stützorgane besonders herangezogenen Sauriern zeigt das sogenannte Os entoglossum nirgends diejenigen Beziehungen, wie der Kern in der Unterzunge bei Stenops. Während in letzterer der Knorpel bis nahe zur Unterzungenspitze reicht, liegt bei Sauriern im freien Teil der Zunge überhaupt kein Knorpel. Der Knorpel gehört hier den tieferen Teilen der Zunge, ich möchte sagen dem Mundhöhlenboden an. Aus dieser Betrachtung geht allein schon, wie ich glaube, mit Klarheit hervor, dass die Stenopszunge nicht einer ganzen Zunge niederer Wirbeltiere entsprechen kann, sondern nur einem Teil derselben und zwar nicht, wie Gegenbaur will, dem vorderen sondern dem unteren Abschnitte derselben. Die Unterzunge der heutigen Prosimier stellt also nicht ein ursprünglich selbständiges Gebilde dar, und damit fällt die ganze Lehre Gegenbaur's, die ja in erster Linie ein Kind des Wunsches ist (vgl. darüber auch Wiedersheim 02 pag. 364), die als ein selbständiges Gebilde betrachtete Unterzunge als das Rudiment eines ganzen Organes, nämlich der primitiven Zunge zu deuten, in sich zusammen. Die Unterzunge ist ein bei Prosimiern am Mundhöhlenboden von der Unterseite der ursprünglichen Zunge abgeschnürte neu entstandene Bildung trotz der in ihr enthaltenen Rudimente der Zungenstützorgane. Der Knorpel der Unterzunge ist als ein Rudiment von Stützorganen anzusehen, welche sich bei niederen Wirbeltieren vorfinden. Die Unterzunge als Ganzes ist jedoch keineswegs ein Rudiment eines bei niederen Wirbeltieren jemals vorhanden gewesen Organes (Oppel contra Gegenbaur).

Betreffend die Zungenmuskulatur kommt in meinen Ausführungen zum Ausdruck, dass sich die Verhältnisse bei höheren Wirbeltieren, speziell diejenigen bei Säugetieren von den bei niederen Wirbeltieren bestehenden ableiten lassen. Dabei zeigen aber die einzelnen Muskeln, wenn man dieselben bei den niederen und höheren Vertebraten vergleicht, Unterschiede sowohl in Ausbildung und Gliederung der Hauptmuskelstämme als in der Lage der einzelnen Muskelzüge zu einander. Der Zusammenhang zwischen der Ausbildung der Muskulatur und den übrigen Veränderungen, welche die Zunge bei höheren Wirbeltieren zeigt, findet in meiner Lehre Beachtung; so wird z. B. der Zusammenhang zwischen dem Freiwerden des vorderen Teiles der Zunge bei Säugetieren und der starken Entwicklung des schon bei Reptilien vorhandenen *M. longitudinalis linguae* eingehend erörtert. Dieser Muskel greift bei Säugetieren namentlich auch auf die Unterseite der

Zunge über, wo er bei Reptilien noch fehlt und kommt auf dieser Unterseite zum Schlusse, so dass er einen vollständigen Mantel um den vorderen Teil der Zunge bildet. Diese Umgestaltungen der Muskulatur gehen wieder Hand in Hand mit Umgestaltungen am Zungenboden. Während bei niederen Wirbeltieren (noch Reptilien) hier Stützorgane liegen, werden diese bei Säugetieren an dieser Stelle durch den auf die Unterfläche übergreifenden und dort zum Schluss kommenden *M. longitudinalis* verdrängt, sei es, dass sie in die Zunge aufgenommen und rückgebildet werden oder sich dort in Form einer *Lyssa* erhalten und weiterbilden oder endlich aus der Zunge ausgestossen in der sogenannten Unterzunge (als rudimentärer Knorpelkern in einer aus der Zungenunterfläche, resp. dem Mundhöhlenboden neu hervorgegangenen Schleimhauthülle) sich erhalten. Die Unterzunge stellt also bis zu einem gewissen Grade eine neue Erwerbung dar, die wahrscheinlich aus dem unteren Teile der Muskelzunge ihre Entstehung genommen hat.

Berücksichtigt werden in meiner Beweisführung gegen Gegenbaur endlich die Schleimhautverhältnisse, so besonders die aus der Schleimhaut hervorgegangenen Drüsen und Papillen. Dabei findet der als richtig anerkannte Gedanke Gegenbaurs, dass die Zunge als drüsiges Organ entstanden ist, während die Muskularisierung später erfolgte, volle Würdigung.

Allerdings muss dem heute beigelegt werden, dass Kallius (01b) inzwischen gefunden hat, dass im Gegensatz zu Gegenbaur, der der primitiven Zunge (Urodelenzungenentwicklung) die Fähigkeit zuschreibt, Drüsen zu produzieren, die Zungendrüsen in einem ursprünglich vor der primitiven Zunge gelegenen Gebiet entstehen.

Als Folge aber aus der *mutatis mutandis* für richtig befundenen Lehre Gegenbaurs, dass die Zunge als drüsiges Organ entstanden ist, ergibt sich (und hier musste ich wieder in schärfsten Gegensatz zu den Anschauungen Gegenbaurs treten) aus der Untersuchung der Zungenschleimhaut, dass wir, wie bereits oben erwähnt, den ältesten und am wenigsten veränderten Teil der Säugetierzunge in einem an der Basis der Zunge von der Oberfläche der Zungenwurzel über die Seitenränder zur Unterseite und an dieser nach vorn bis zur Unterseite des freien Teiles der Zunge verlaufenden Drüsenringe zu sehen haben, dem der von Papillen mit mechanischer Funktion überkleidete Teil der Zunge, in welchem die Muskelthätigkeit zur höchsten Ausbildung gelangt ist, als der am meisten veränderte Teil gegenübersteht: „Wir haben demnach von einem primitiven Schleimdrüsenringe zu sprechen,

der sich von der ursprünglichen Zunge, aus der die Säugetierzunge hervorgegangen ist, bis hinauf zum Menschen in wesentlichen Resten erhalten hat“.

Diese Betrachtungen mussten also dazu führen, die Lehre Gegenbaur's umzustossen und zwar besonders soweit dieselbe behaupten wollte, dass die Unterzunge ein Rest einer primitiven Zunge niederer Wirbeltiere sei und dass die Zunge der Säugetiere aus dem hinteren Teil der Zunge niederer Wirbeltiere (resp. deren Vorfahren) hervorgewachsen sei.

Es war nun die Frage, wie sich Gegenbaur zu diesem Angriff auf seine Lehre stellen werde. Gewiss wäre es wünschenswert gewesen, die Ansichten auch anderer Fachgenossen über diese Frage zu hören und dann eine Entscheidung zu fällen. Durch das Erscheinen des zweiten Teiles seiner vergleichenden Anatomie, in welchem sich eine Stellungnahme zur Zungenfrage nicht wohl umgehen liess, war Gegenbaur jedoch genötigt, schon jetzt Stellung zu nehmen und zwar nachdem er zwar von meinen Zungenarbeiten, aber noch nicht von der Darstellung der Frage im dritten Teil meines Lehrbuches Kenntnis hatte nehmen können oder wollen. Dies kann vielleicht als Entschuldigung dienen, dass Gegenbaur heute von der Haltlosigkeit seiner Lehre von der Unterzunge noch nicht überzeugt ist.

Gegen meine Lehre wendet Gegenbaur (01) noch ein: Er sagt von der Säugetierzunge pag. 108 f.: „Die Vergleichung dieser Zunge kann zunächst nur an solche Zustände anknüpfen, deren Muskulatur sich entfaltet zeigt, wie bei Amphibien und einem Teile der Reptilien. Man könnte sich vorstellen, dass in der Säugetierzunge eine Weiterbildung jener gegeben sei. Das stellt sich bei besonderer Betrachtung der Muskulatur als irrig heraus, denn sowohl bei Amphibien als Reptilien verhalten sich die Mm. genio- und hyoglossi verschieden von jenen der Säuger. Die Hyoglossi treten kompakt nebeneinander in die Zunge ein, während sie bei den Säugetieren die Genioglossi zwischen sich fassen. In diesem Lageverhältnis der Genioglossi, deren Homologie nicht zu bezweifeln ist, liegt der Grund gegen die Ableitung der Säugetierzunge von einer der bekannten niederen Formen. Es liegt somit in ersterer ein bezüglich seiner Muskulatur ausser jenen Beziehungen stehendes Organ vor, welches folglich einen Zustand voraussetzt, in welchem noch Spielraum war für die Entfaltung der Anordnung der Muskeln in der bei den Säugern ausgebildeten Weise. Indem die Zunge der Säugetiere eine neue Richtung der Organisation eingeschlagen hat, trägt sie doch noch in manchen Abteilungen Spuren eines niederen

Zustandes in der sogenannten Unterzunge, welche an der Unterfläche des vorderen freien Teiles der Zunge besteht. Dieses Gebilde ist bei Prosimiern, Beuteltieren und Primaten verbreitet, bei den ersteren mit einem verhornten Epithel versehen, und an der Zungenfläche vorspringend, in den beiden letzten Abteilungen meist auf Schleimhautfalten reduziert. Bei Stenops umschliesst die Unterzunge Reste eines ausgedehnten Knorpels.

Eine mindestens an ihrem vorderen Teile mit hornigem Überzug versehene, von einem Knorpel gestützte Zunge dürfte als das ältere Organ anzusehen sein, auf welchem eine grösstenteils neue Zunge durch Ausbildung der Muskulatur in der genannten Weise entsteht. Von dieser Unterzunge nehmen wir den Ausgangspunkt, weil von ihr aus die Anschlüsse an die niederen Zungenbildungen bestehen. Dass sie ein Produkt der neuen Zunge sei oder aus deren Schleimhaut entstanden, müssen wir zurückweisen, denn das Organ besitzt in dem von mir nachgewiesenen Knorpel (Stenops) ein Skeletgebilde, welches nur einer Zunge, wie sie bei Sauropsiden besteht, entstammen kann, wie ja auch die übrigen Befunde nur dorthin Anschlüsse bieten.

Aus der Beschaffenheit der Unterzunge geht hervor, dass es ein rudimentäres Organ ist mit unbekannter Funktion. Es bietet mehrfache Stufen der Rückbildung bis zum gänzlichen Schwinden, wie es denn auch vielen Abteilungen der Säugetiere fehlt. Ob es da einmal vorhanden war, ist nicht zu bestimmen. Aber indem wir es in Rückbildung treffen, muss auch eine frühere Ausbildung notwendig vorausgesetzt werden, ein Zustand, in welchem eine Funktion bestand, und dieser kann nur in seinem Anschlusse an die Zunge gefunden werden, zu welcher es gehört, und in welcher seine letzten, beim Menschen in der *Plica fimbriata* bestehenden Reste aufgehen. Da die Anfügung der Unterzunge genau vor dem Austritt der Muskulatur der letzteren stattfindet (Fig. 72 A), wie denn auch die Reduktion der Unterzunge mit einer basalen Ausdehnung der Muskulatur einhergeht (vgl. Fig. 72, A, B, C), so wird ein Zusammenhang der Ausdehnung jener Muskulatur mit der Reduktion der Unterzunge zu begründen sein. Von dem Prozess überblicken wir je nur eine Strecke, durch die Vergleichung der Einzelbefunde, wir sehen aber weder den Zustand, in welchem die Unterzunge noch das dominierende Organ ist, noch jenen des ersten Beginns der Muskelzunge, und wir müssen auch hier mit der Thatsache rechnen, welche uns schon bedeutend fortgeschrittene Veränderungen entgegenbringt. Die berechnete, weil begründbare Hypothese läuft also auf die Vorstellung hinaus, dass in der Säugetierzunge zweierlei Vorgänge

einhergehen, eine Ausbildung und eine Rückbildung. Die Ausbildung betrifft wesentlich die Muskulatur, sie liefert die Muskelzunge, die bei allen zur herrschenden wird, die Rückbildung waltet im vordersten Abschnitt der primitiven Zunge, welcher in der Unterzunge nicht einmal allgemein, sondern nur in wenigen Abteilungen erhalten bleibt. Das neue Organ, in seiner Funktion viel freier, entfaltete sich über dem alten, welches, funktionslos geworden, auf jene Rudimente verschwand“.

Hierher gehört noch, was Gegenbaur ferner auf pag. 112 bei Besprechung des besonders bei Ungulaten entwickelten hinteren muskulösen Zungenabschnittes sagt: „Dieser Umstand kann für eine allgemeinere Verbreitung sprechen.

Ob er im Zusammenhang mit einem noch viel ausgebildeteren Zustand, einer Teilung der Zunge in zwei Abschnitte, bei Ornithorhynchus (Fig. 75) steht, müssen wir dahin gestellt sein lassen, wenn auch die Quelle dieser Befunde eine gemeinsame sein mag. Wenn ich früher ihr Verhalten bei Ornithorhynchus auf die Unterzunge bezog, so halte ich diese Auffassung auch durch die ihr nicht fehlende Einsprache keineswegs für widerlegt und muss jedenfalls daran festhalten, dass in der Zunge der Säugetiere keine so einfache Weiterbildung von Reptilienzuständen vorliegt, wie das behauptet zu werden pflegt“.

Es ergibt sich also, dass Gegenbaur im wesentlichen auf dem Standpunkte steht, auf welchem er sich vor dem Erscheinen meiner gegen seine Lehre gerichteten Publikationen befunden hat. Es ist ferner ersichtlich, dass Gegenbaur in einer gedrängten Darstellung, wie er sie dem Rahmen seines Lehrbuches sich anschmiegend, an jener Stelle nur bieten konnte, auf eine ausführliche Kontroverse über die Differenzen in unseren Anschauungen nicht eingehen konnte. Es sei daher auch von meiner Seite nur in kürzester Fassung, wie sie diesen Ergebnissen angemessen erscheint, dargethan, was ich von obigen Ausführungen Gegenbaurs denke.

Zum voraus möchte ich bemerken, dass Gegenbaur doch nicht wohl annehmen wird, wie jemand nach seinen ersten und letzten Worten vielleicht glauben könnte, ich habe behaupten wollen, dass die Säugetierzunge als eine direkte Weiterbildung der Zunge der heute lebenden Reptilien aufzufassen sei, sodass also etwa die Zunge des Homo sapiens direkt aus der Zunge der Lacerta agilis entstanden sei. Natürlich handelt es sich bei derartigen Vergleichen stets nur um die Beziehungen zu der für Eidechse und Mensch gemeinschaftlichen Stammform und Gegenbaur und ich sind darüber einig.

Der von Gegenbaur angeführte Grund, weshalb er meine Lehre von der Zungenhomologie bei Reptilien und Säugern nicht annehmen kann, ist, dass *M. hyoglossus* und *genioglossus* bei Amphibien und Reptilien einerseits und Säugetieren andererseits verschiedene Lage zu einander zeigen. Da muss ich denn doch fragen: wo kämen wir hin, wenn wir den Vergleich aller Organe (sagen wir z. B. Extremitäten) für unstatthaft erklären würden, in denen als homolog anerkannte Muskeln verschiedene Lage zu einander zeigen? Wie kann ein Forscher, der in so scharfsinniger Weise wie Gegenbaur in den verschiedensten Organen des Körpers nachgewiesen hat, wie Muskeln bald da bald dort Ansatz gewinnen, bald da bald dort wieder reduziert werden, mit einem solchen Einwand gegen meine Lehre hervortreten? Ist es ihm aber damit wirklich Ernst, so muss ich fragen, wie will Gegenbaur, wenn er sich sträubt Organe voneinander abzuleiten, in denen einzelne homologe Teile wie z. B. homologe Muskeln nur verschiedene Lage zeigen, sich unterfangen, die freie Unterzunge von *Stenops*, welche einen Knorpel enthält, auf den vorderen Teil einer Saurierzunge zurückzuführen, der überhaupt keinen Knorpel enthält. Halt, wird da vielleicht mein Leser rufen, wir sehen doch in unserem Gegenbaur Fig. 67 und 68 (Senkrechter Querschnitt durch den Kopf von *Lacerta agilis* und *Anguis fragilis*) im freien Teil der Zunge von *Lacerta* unter h das Hyoid gezeichnet, und aus Gegenbaurs menschlicher Anatomie haben wir schon als junge Studenten gelernt (z. B. 3 Aufl. pag. 212 § 100): dass wir als Hyoid das Zungenbein (*Os hyoides*) bezeichnen. Da kann ich nun bestimmt versichern, (und Kallius 01b pag. 701 hat mich darin bereits bestätigt), dass im freien Teil der Lacertazunge ein Skeletstück nicht vorkommt. Diese Angabe Gegenbaurs in der Figurenerklärung beruht also auf einem Irrtum, was Gegenbaur selbst gewiss um so mehr bedauern wird, da ihm, wie ich mit Sicherheit annehme, jede Absicht, in diesem wichtigen Punkte seine Leser zu täuschen, ferne lag.

Übrigens liegt, trotz der Unnachgiebigkeit in manchen Punkten, in der heutigen Darstellung Gegenbaurs bereits eine Milderung seiner früheren Auffassung. Während er z. B. früher für wahrscheinlich hielt, dass sich die Säugerzunge aus dem hinteren Teil der primitiven Zunge niederer Wirbeltiere gebildet habe, räumt er heute bereits ein, dass sich das neue Organ „über“ dem alten (an anderer Stelle sagt er: „auf“ dem alten) gebildet habe. Ich glaube, Gegenbaur hat damit bereits einen Schritt gemacht, welcher ihn von seiner alten Lehre, deren Unrichtigkeit ich durch meine Untersuchungen für nachgewiesen erachte,

zu jenen Anschauungen führen wird, welche uns heute schon aus den allerdings zum Teil erst in Umrissen skizzierten Untersuchungen von Kallius (01 a und b) erwachsen sind. Früher oder später wird Gegenbaur anerkennen müssen, dass seine Lehre auch in diesem Punkte irrig war und dass sich die Zunge der höheren Wirbeltiere weder aus dem hinteren Teile noch ausschliesslich über der von ihm als Ausgangspunkt angenommenen, von einem Knorpel gestützten Zunge, sondern wie Kallius entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen hat, aus einem vor (oral von) dem Hypobranchialskelet gelegenen Gebiete bildet, zu dem von den Reptilien an noch sich beiderseits von den Unterkieferbogen abgliedernde Bildungen kommen.

Die berechnigte, weil begründbare Hypothese (und diese möchte ich der in obigen Schlussworten Gegenbaur's skizzierten Hypothese gegenüberstellen) läuft also auf die Vorstellung hinaus, dass in der Säugetierzunge zweierlei Vorgänge einhergehen, eine Ausbildung und eine Rückbildung. Die Ausbildung betrifft wesentlich die Muskulatur, sie liefert die Muskelzunge, die bei allen zur herrschenden wird, die Rückbildung betrifft die Stützorgane der primitiven Zunge, welche bei manchen Säugetieren in die Zunge aufgenommen, um dort rückgebildet oder in Form einer Lyssa erhalten und eventuell weitergebildet zu werden, bei anderen Säugetieren aus der Zunge ausgestossen zur Bildung einer sog. Unterzunge führen. Das neue Organ entstand aus dem alten, indem es seiner viel freieren Funktion hinderliche Teile des alten Organs eliminierte und dieser Funktion dienliche Teile (und hier hat die Entwicklungsgeschichte begonnen, Licht zu bringen) adoptierte.

Auf die in der letzten Zeile angedeuteten Vorgänge, deren Kenntnis wir den Resultaten von Kallius (01 a und 01 b) verdanken, heute schon genauer einzugehen, muss ich mir versagen, einmal da die ausführliche Arbeit von Kallius erst in ihrem ersten Teile vorliegt, dann aber, weil ich glaube, dass die Arbeit von Kallius den Anstoss geben wird, dass die Zunge der Wirbeltiere demnächst das Objekt eingehender embryologischer Untersuchungen werden wird, sodass die gesamten Resultate vielleicht besser einmal später in dem die Entwicklungsgeschichte umfassenden Teil dieser Ergebnisse zur Darstellung gelangen werden. Hier war meine Absicht, in erster Linie dasjenige mitzuteilen, was von seiten der „vergleichenden Anatomie“ gegen die Lehre Gegenbaur's spricht. Immerhin glaube ich die einschlägigen bedeutungsvollen Ergebnisse der Entwicklungsgeschichte nach der zusammenfassenden Darstellung von Kallius (01 b) wenigstens vorläufig in kurzem Auszug anfügen zu dürfen.

Während von der ausführlichen Arbeit (Kallius [01a]) der erste die Amphibien und Reptilien behandelnde Teil vorliegt, giebt die zweite Arbeit (Kallius [01b]) eine kurze auch die bei den Vögeln und Säugtieren erhaltenen Resultate einbegreifende Übersicht über die Entwicklung der äusseren Form der Zunge. Wenn man von der Fischzunge ausgeht, die im wesentlichen von dem mit Schleimbaut überzogenen vorderen Ende des Hypobranchialskelets dargestellt wird, so sieht man in der Reihe der höheren Wirbeltiere eine successive Anlagerung von Gebieten des vorderen Mundbodenabschnittes an die primitive Fischzunge. Zugleich mit dieser Ausgestaltung der Form erfolgt auch die Muskularisierung dieses Organes und die Ausstattung mit Drüsen, denn die Fischzunge ist bekanntlich drüsen- und muskellos. — Bei den Amphibien wird als Material für den bei weitem grössten Teil der ausgebildeten Zunge ein Gebiet des Mundbodens verwendet, das oral von der primitiven Zunge (die Larven besitzen zeitweise eine typische Fischzunge) zwischen ihr und dem Unterkieferbogen gelegen ist. Dieses Gebiet liefert (besonders deutlich bei den Urodelen) auch die ganze Menge der Drüsen, an denen die Amphibienzunge ja besonders reich ist. Die ausgebildeten Zungen der Anuren und Urodelen sind bei manchen Formen ausserordentlich ähnlich, während der Entwicklungsgang recht bedeutende Verschiedenheit aufweist. Diese bestehen einmal in der Dauer des Bestehens der primitiven (Fisch-)Zunge, zweitens in der frühe beginnenden Muskularisierung, drittens in dem Auftreten der Drüsen und viertens in der Art der Angliederung der primitiven Zunge an jenes vor ihr liegende Mundbodengebiet. — Bei den Reptilien wird von dem eigentlichen Kiemenapparat (primitive oder Fischzunge) ebenfalls nur ein ganz geringer Teil verwendet, nämlich der vorderste Abschnitt der Copula und geringe Teile des 2. und 3. Schlundbogens. Dazu kommt eine Portion, die, ähnlich wie bei den Amphibien, zwischen Hyoidbogen und Unterkieferbogen liegt, sie entspricht im wesentlichen dem Tuberculum impar von His. Daran legen sich ausserdem symmetrisch rechts und links zwei mächtige Bildungen an, die sich von den Unterkieferbogen abgliedern und dann den grössten Teil des Zungenkörpers und eine oder beide Spitzen der Zunge liefern. Die Gegend des Tuberculum impar darf mit dem ursprünglich präkopularen Gebiet verglichen werden, das den Hauptteil der Amphibienzunge liefert. Als neue Erwerbungen treten bei den Reptilien die beiden Abgliederungen von den Unterkieferbogen hinzu, die als „seitliche Zungenwülste“ bezeichnet sein mögen. Letzterer Umstand bedingt dann, dass ein neuer Nerv zur Zunge hinzutritt, der den Amphibien fehlt, der Ast des Trige-

minus. Die bei einigen Anuren beschriebene sublinguale Wulstbildung konnte hinsichtlich der Endigung von Fasern des M. hyoglossus mit der „Scheidenbildung“ bei Reptilienzungen verglichen werden. — Bei den Vögeln (Sperling, Ente) sind prinzipiell durchaus ähnliche Entwicklungsvorgänge wie bei den Reptilien an der Zungenbildung zu finden. Auch hier beteiligen sich an der Zungenbildung die primitive Zunge (Copula und Teile des 2. und 3. Schlundbogens), die Gegend des Tuberculum impar, das allerdings nicht so deutlich markiert ist, wie bei den Reptilien, und die seitlichen Zungenwülste. Genetisch ist also die Zunge der Vögel durchaus der der Reptilien zu homologisieren. — Auch bei den Säugetieren (Maus, Kaninchen, Maulwurf, Schwein, Rind, Schaf, Tarsius, Semnopithecus und Mensch) wird nur ein kleiner Teil der primitiven Zunge, nämlich der vorderste Teil der Copula und ein Teil des 2. Schlundbogens zur Zungenentwicklung verwendet. Von dem 3. Bogen wird, wenn überhaupt, nur ein ganz minimaler Abschnitt benutzt. Besonders deutlich ist ferner das Tuberculum impar, das den hintersten Teil des Zungenkörpers und das Septum linguae mit den in ihm liegenden Gebilden liefert. Mächtig sind ferner die von den Unterkieferbogen abgegliederten seitlichen Zungenwülste, die hier ebenfalls fast den ganzen Zungenkörper und die Spitze bilden. Die Entwicklung der Säugetierzunge zeigt prinzipiell so grosse Übereinstimmung mit der Zunge der Reptilien (und Vögel), dass wir sie beide als homologe Bildungen betrachten müssen, demnach auch die Bedeutung der Unterzunge als „alte Zunge“ hinfällig wird.

Es lässt sich somit sagen, dass die von seiten der vergleichenden Anatomie bereits widerlegte Lehre Gegenbaur's durch die entwicklungsgeschichtlichen Ergebnisse von Kallius den Todesstoss erhalten hat.

Ich kann daher dieses Kapitel mit einer kurzen Darstellung der Phylogenie der Wirbeltierzunge beschliessen, welche ich bereits im III. Teil meines Lehrbuches (Oppel 00) gegeben habe, und welche sich inzwischen auch mit den neuesten entwicklungsgeschichtlichen Befunden als wohl übereinstimmend erwiesen hat.

Die Wirbeltierzunge durchläuft phylogenetisch zwei Hauptzustände:

Erstes Stadium: Die Zunge wird passiv bewegt durch die Muskulatur ihres Skeletes (Binnenskelet). Sie enthält keine Drüsen und keine Binnenmuskulatur. Fische, niedere Amphibien.

Zweites Stadium: Die Zunge wird aktiv bewegt durch ihre Binnenmuskulatur. Sie ist entstanden als drüsiges Organ (mit Gegenbaur), das Binnenskelet wird aus der Zunge ausgeschaltet (gegen Gegenbaur): höhere Amphibien, Reptilien und Säugetiere. Auch die

Vogelzunge hat dieses zweite Stadium einst eine Strecke weit durchlaufen, jedoch ist an ihr das Binnenskelet nicht geschwunden, sondern hat sich, wenn auch verändert, erhalten, wohl aber ist hier die Binnenmuskulatur zurückgetreten. Die Geschmacksdrüsen der Zunge sind im Gegensatz zu den ursprünglichen Drüsen der Zunge (den sogen. Schleimdrüsen), spät (erst bei den Säugetieren) erworbene Drüsen und stehen daher in keiner Beziehung zur Muskularisierung der Zunge. Vielmehr haben dieselben bei ihrer Entstehung Binnenmuskulatur schon vorgefunden.

Anfügen konnte dem die embryologische Untersuchung: Die Zunge der höheren Wirbeltiere (zweites Stadium) adoptiert oral von dem Hypobranchialskelet gelegene Gebiete, wozu von den Reptilien an noch sich beiderseits von den Unterkieferbogen abgliedernde Bildungen kommen.

Spezielle Angaben über die Wirbeltierzunge.

In diesem Kapitel sollen uns Angaben, welche über die Wirbeltierzunge aus den letzten zwei Jahren vorliegen, beschäftigen, soweit dieselben nicht bereits im vorausgehenden Kapitel zur Darstellung gelangt sind. Manche der im folgenden wiedergegebenen Thatsachen und Anschauungen sind auch geeignet, die zuvor entwickelten Ansichten über die Phylogenie der Wirbeltierzunge weiter zu befestigen und zu vertiefen. Ich kann dabei darauf verzichten, die Resultate meiner beiden Zungenarbeiten (Oppel [99a und b]) hier in extenso zur Darstellung zu bringen, da diese Resultate bereits in gedrängter Form in dem dritten Teil meines Lehrbuches wiedergegeben sind. Als Aufgabe setze ich mir vielmehr, mit den Arbeiten jener Autoren bekannt zu machen, welche beim Abschlusse meines Lehrbuches noch nicht erschienen waren und daher dort noch nicht berücksichtigt sind.

Aus jenem Buche selbst sei nur folgendes hervorgehoben. Ich (Oppel 00) liess mich in der Darstellung der verschiedenen Kapitel (Epithel, Lamina propria, Papillen, Drüsen, Muskulatur und Stützorgane der Zunge) von jenen phyletischen Grundgedanken leiten, welche ich im vorausgehenden Abschnitte dem Leser vor Augen geführt habe.

Die verschiedenen Zungenpapillen wurden von mir in ihrer Entstehung auf den für die Mundhöhlenschleimhaut überhaupt charakteristischen papillären Bau zurückgeführt. Als kurze Namen für die häufigeren Papillenarten wurden vorgeschlagen: Wallpapillen, Randorgane (Randpapillen), Pilzpapillen, Fadenpapillen, Kranzpapillen (letztere z. B. bei den Marsupialiern). Die einfachste Form der Zungenpapille haben wir uns entstanden zu denken aus einer einfachen Bindegewebs-

papille (papillärer Bau der Mundhöhlenschleimhaut; vgl. diese Ergebnisse Band 9 pag. 96 f). Durch Vermehrung der Epithelzellen und Vergrößerung der Bindegewebspapille entsteht die Zungenpapille, durch Teilung der ursprünglich einfachen Bindegewebspapille entstehen die komplizierteren Formen. Überwiegt das Epithelwachstum und Verhornung, so entstehen mechanisch wirkende Papillen, die Geschmackspapillen sind dagegen durch das Vorhandensein der Knospen charakterisiert, und bestimmte Geschmackspapillen besitzen als verhältnismässig späte Erwerbung Geschmacksdrüsen. Von den mechanisch wirkenden Papillen sind Bildungen des Epithels (ganzer Schleimhautbezirke) zu unterscheiden, welche ohne besondere Beteiligung der Papillen entstanden sind (Hornzähne von Ornithorhynchus, vielleicht auch die Knochenschuppen der Zunge beim Stachelschwein). Das Vorkommen von Wallpapillen ist bei den Säugetieren ursprünglich (zweifellos in der Dreizahl) allgemein verbreitet und ist für die Säugetiere typisch, ebenso ist das Vorkommen von Randorganen (*Papillae foliatae*) bei den Säugetieren ursprünglich allgemein verbreitet, es ist für die Säugetiere typisch. Das Vorkommen von Pilzpapillen (*Papillae fungiformes*) ist bei den Säugetieren weit verbreitet und wahrscheinlich schon von niederen Wirbeltieren her übernommen, doch tritt die Thätigkeit der Pilzpapillen im Dienste des Geschmackssinnes bei Säugetieren allmählich zurück, da Wallpapillen und Randorgane als für diese Aufgabe besser eingerichtete Organe an ihre Stelle getreten sind, ja vielleicht sich aus ihnen herausgebildet haben.

Von der „Binnenmuskulatur“ der Zunge wird von mir (Oppel 00) als „Eigenmuskulatur“ derjenige Teil abgetrennt, welcher innerhalb der Zunge selbständig entsteht, d. h. Ursprung und Ansatz hat. Die Binnenmuskulatur der Säugerzunge ist unter anderem charakterisiert durch starke Entwicklung des schon bei Reptilien vorhandenen *M. longitudinalis linguae*. Derselbe gewinnt bei Säugetieren namentlich auch auf der Unterseite der Zunge, wo er bei Reptilien noch fehlte, eine mächtige Entwicklung, wie dies oben weiter ausgeführt wurde.

Betreffend die Zungendrüsen ist die eingehende Untersuchung an Schnittserien zahlreicher Säugetierzungen zu erwähnen, welche mir ermöglichten die Topographie der Drüsen der Säugetierzunge (vgl. auch Oppel 99 a und b) an Rekonstruktionsfiguren und Plattenmodellen zur Darstellung zu bringen. Dabei ergab sich zunächst eine vollkommene Bestätigung der Resultate v. Ebners, die lehren, dass die serösen Drüsen in inniger Beziehung zu jenen Organen stehen, welche die Träger der Geschmacksknospen sind. Genauere Betrachtung zeigte in-

dessen, dass die serösen Drüsen nicht ausschliesslich an die unmittelbare nächste Umgebung der Geschmackspapillen gebunden sind. Den engsten Anschluss an diese zeigen die Geschmacksdrüsen bei Carnivoren, weniger eng waren die Beziehungen bei Mensch und Fledermaus, noch weniger bei Nagern und Insektivoren, am geringsten bei den Beuteltieren. Die grosse Verschiedenheit, welche die verschiedenen Säugetiergruppen in dieser Hinsicht zeigen, lassen die freundlichen Worte, welche v. Ebner in seinem Lehrbuche (auf pag. 65) den ungenauen Schematen von Podwisotzky widmet, welche den ausgezeichneten v. Ebnerschen Angaben über die Anordnung der Zungendrüsen geradezu ins Gesicht schlagen, nicht am richtigen Platze erscheinen. Besondere Beachtung schenkt Oppel (00) den zu den grösstenteils den Zungenrund deckenden Schleimdrüsen gehörigen Zungenranddrüsen, welche bei Säugetieren (namentlich auch Beuteltieren) viel verbreitet, auf die Unterfläche der Zunge übergreifen und so zur Bildung des oben als ältesten Teil der Säugerzunge bezeichneten primitiven Schleimdrüsenringes führen. Die sog. Nuhnsche Drüse liegt beim Schaf nicht in der Zungenspitze, wo sie Podwisotzky zeichnete, sondern weiter hinten. Die tiefe Lage der einzigen Wallpapille bei der Maus erinnert etwas an das Verhalten bei Monotremen und einigen Edentaten. Die späte Bildung der Geschmacksdrüsen wird an einem eintägigen und einem achttägigen Hund gezeigt. Bei ersterem sind die serösen Drüsen eben zwischen die Zungenmuskulatur eingedrungen, haben aber dort noch keine weite Verbreitung gefunden. Beim acht Tage alten Hunde desselben Wurfes dagegen haben sich die serösen Drüsen schon weit in der Muskulatur verzweigt. Die von Gegenbaur entdeckte auf der Unterseite der Zunge im freien Teil der Zungenspitze mündende Drüse bei *Rhinolophus hipposideros* bestätigt Oppel.

Die Grösse und Form der Wallpapillen des Menschen ist in ein und derselben Zunge eine wechselnde, und zwar giebt Oppel (00) für die hintere unpaare und die vorderste paarige Wallpapille ein und derselben Zunge folgende Masse:

hintere unpaare	vorderste der paarigen
Höhe 2 mm	1,1 mm
Breite 1,4 mm	2,1 mm

Bei der hinteren unpaaren Wallpapille überwiegt also die Höhe über die Breite, bei der vordersten paarigen die Breite über die Höhe. Die bedeutenden Unterschiede, welche die Abbildungen von menschlichen Wallpapillen in verschiedenen Lehrbüchern und Spezialwerken zeigen, sind zweifellos zum Teil auf diese bisher nicht genügend beachtete Ver-

schiedenheit der Papillen verschiedener Standorte zurückzuführen. Im Randorgane vom erwachsenen Menschen (Hingerichteter) tragen beide Wände der Papille Geschmacksknospen.

Das zweite umfassende Werk, bei dessen Ergebnissen, soweit sie die Zunge betreffen, hier zu verweilen ist, sehen wir in der vergleichenden Anatomie von Gegenbaur (01). Von den Anschauungen, welche Gegenbaur in der Darstellung und Auffassung der Zunge leiteten, war bereits im vorausgehenden Kapitel die Rede, hier dagegen sollen uns eine Anzahl von speziellen Angaben beschäftigen. Gegenbaur zeigt hier noch keine Bekanntschaft mit dem III. Teil meines Lehrbuches, was bei der langen für die Drucklegung eines so umfangreichen Werkes, wie es die Gegenbaurische vergleichende Anatomie darstellt, notwendige Zeit wohl verständlich ist. Dagegen kennt er die Ergebnisse meiner Monotremenarbeit. Immerhin ist die Darstellung der Zunge durch Gegenbaur noch nicht in dem Masse von einer auf mikroskopischer Beweisführung ruhenden Auffassung diktiert, wie dies in erfreulicher Weise an anderen Stellen des Gegenbaurischen Lehrbuches bereits der Fall ist. Ein Beispiel letzterer Art bietet z. B. die Bearbeitung des Darmkanals der Wirbeltiere im Gegenbaurischen Lehrbuch, welche man vergleiche z. B. die Beschreibung des Vorderdarmes der Säugetiere pag. 143 bis 153) ganz im Sinne moderner d. h. die Zellenlehre berücksichtigender vergleichender Anatomie geschrieben ist. Gegenbaur erkennt hier vollkommen, dass uns z. B. Übereinstimmungen in der äusseren Form des Magens nicht mehr, wie dies früher leider geschah, über die wichtigen Differenzen im Bau, welche mikroskopische Untersuchung ergab, hinwegtäuschen dürfen.

Um nur ein prägnantes Beispiel für die Berechtigung meines Urteils über den die Zunge behandelnden Abschnitt des Gegenbaurischen Lehrbuches herauszugreifen, verweise ich auf die spezielle Darstellung der Halmaturuszunge. Hier macht Gegenbaur die unrichtige Angabe, dass bei Halmaturus nur eine Wallpapille vorhanden sei. Dieser Irrtum entstammt entweder rein makroskopischer Untersuchung oder der Litteratur einer Zeit, zu der die mikroskopierende Richtung in der vergleichenden Anatomie noch nicht die Führerrolle übernommen hatte und ist heute widerlegt. (Vgl. darüber Oppel 99 b pag. 25).

Die Darstellung und Auffassung der Monotremenzunge durch Gegenbaur hat zwar manchen Fortschritt gegenüber seinen früheren diesbezüglichen Angaben erfahren, ist aber von meiner auf Untersuchung der Schnittserie begründeten Auffassung noch weit entfernt. So schreibt Gegenbaur über die Monotremenzunge:

Bei *Ornithorhynchus* trägt der freie Rand des hinteren Zungenteiles zwei stachelähnliche Bildungen, während *Echidna* zahlreiche verhornte Erhebungen besitzt, die das mehr oder minder scharf abgegrenzte Anfangsstück der Zunge bedecken. Der letztere Befund stellt wohl den primitiveren dar, der andere den weitergebildeten, wie ja auch hier der anschliessende Teil der Zungenoberfläche in eine Querfaltung ausgebildet ist. Ob die vielen sehr resistenten Vorsprünge bei *Ornithorhynchus* aus ähnlichen hervorgingen, ist ungewiss, obwohl die entsprechende Örtlichkeit bei *Echidna* die jüngeren Formen der Hornzähne trägt.

Ich dagegen habe nachgewiesen (in vielen Punkten Poulton bestätigend und dessen Resultate ergänzend), dass gerade der hintere Teil der Zunge von *Ornithorhynchus* mit zahlreichen einfachen ursprünglichen Papillen mit ungeteilter Bindegewebspapille dicht bedeckt ist und dass die mechanisch wirkenden Papillen der *Echidna* hoch entwickelte Organe sind, welche aus einfachen Papillen, wie sie in der *Ornithorhynchus*-zunge in grosser Zahl vorliegen, entstanden sind, und nicht umgekehrt. In anderen Punkten zeigt Gegenbaur eine starke Schwenkung auf meine Seite. So sagt er z. B. pag. 114 f. über die Wallpapillen der Säugezunge: „dass die genannten Papillen mit den Hornzähnen von *Echidna* als Gebilde gemeinsamen Ursprunges gelten können. Dabei ist nicht gesagt, dass die Hornzähne den Ausgangspunkt vorstellen, vielmehr soll nur die Verbreitungsart über die Zunge betont sein, wenn sie auch bei den echten Mammaliern in vielen Reduktionen erscheint“.

Betreffend die Geschmacksknospen tragenden Papillen der Monotremen giebt Gegenbaur insofern eine unrichtige Schilderung, indem er einerseits die Randorgane (*Papillae foliatae*) des *Ornithorhynchus* mit den Wallpapillen zusammenwirft und andererseits das Vorhandensein der Randorgane bei *Echidna* an dieser Stelle ignoriert.

An anderer Stelle (pag. 116) ist Gegenbaur das Vorhandensein der Randorgane auch bei *Echidna* bekannt geworden, denn er schreibt sie hier den Monotremen zu, wenigstens spricht er hier von dem Vorhandensein von grösseren Papillen bei Monotremen an denjenigen Stellen der Zunge, an denen es bei den echten Säugetieren zur Bildung der *Papillae foliatae* „kommt“.

Über die Wallpapillen der Monotremen und über die Randorgane von *Ornithorhynchus* (die Randorgane von *Echidna* werden von Gegenbaur hier ignoriert) sagt Gegenbaur pag. 115: „Wie wir diese Organe der Monotremen von denen der übrigen *Mammalia* trennen, so halten wir sie selbst wieder für differenten Ursprunges, wenn sie auch aus der allen Säugetieren gemeinsamen Papillenbekleidung der Zungenoberfläche

hervorgegangen sind“. Mit letzterer Wendung nähert sich Gegenbaur meiner Lehre von der Abstammung aller Zungenpapillen von dem papillären Bau der Mundhöhlenschleimhaut.

Pag. 115 sagt Gegenbaur: „Die Anordnung der Vallatae haben wir wegen der vorn gewölbten Bogenform mit grösserer Zahl als neue primitivere gedeutet, weil diese Anordnung in sehr verschiedenen Abteilungen besteht, und weil der Besitz von allerdings durch ihre Hornbedeckung in anderer Funktion stehenden Papillen bei *Echidna* es einigermaßen wahrscheinlich machte, dass die immer vor diesen Hornzähnen liegenden Schneckorgane mit der Umbildung auf eine Reihe zahlreicherer Papillen überging. Wir gehen aber nicht so weit, jene Vergleichung als für jetzt sicherstehend gelten zu lassen.

Wie beim Menschen und einigen Affen besteht eine grössere der Bogenform folgende Papillenzahl an der Zungenwurzel vieler Carnivoren, auch der Wiederkäuer und der Sirenen“. In dem Vorkommen von drei oder zwei Wallpapillen sieht Gegenbaur Reduktionen. „Die Vergleichung der verschiedenen Zustände lehrt somit eine sehr ausgebreitete Reduktion in der Zahl, wobei nur zweifelhaft ist, ob bei der Dreizahl die lateralen Papillen aus einer Verschmelzung mehrerer oder aus dem Untergange einzelner aus übriggebliebenen entstanden. Da an Stelle einer einzigen lateralen auch zwei, obwohl als Seltenheit beobachtet sind (*Dasyurus*), wird in dieser Variation vielleicht etwas Primitives zu ersehen sein. Für die Entscheidung über solche Fragen wäre die Untersuchung bei einer möglichst grossen Individuenzahl von Wichtigkeit“.

Als Kern lässt sich also aus der Gegenbaurschen Darstellung hinsichtlich der Auffassung der Wallpapillen herauschälen, dass Gegenbaur der Ansicht ist, dass Wallpapillen ursprünglich in grösserer Zahl vorhanden waren, während die am regelmässigsten wiederkehrende Dreizahl, welche andere Autoren für das ursprüngliche Verhalten ansehen, durch Reduktion entstanden wäre.

In letzter Instanz steht aber Gegenbaur auf dem Boden meiner Lehre, dass sämtliche Zungenpapillen ihre Entstehung aus dem ursprünglich papillären Bau der Mundhöhlenschleimhaut abzuleiten sind. Aufgabe der mikroskopierenden Richtung in der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte (makroskopische Untersuchung kann hier überhaupt nicht mitreden) aber ist es, zu untersuchen, wann und wie sich jene Umwandlungen vollzogen haben, welche zu der heute bestehenden Papillengestaltung der Zunge, namentlich der Säugetiere, geführt haben.

Die Gegenbaursche Forderung möchte ich ergänzend in dem Sinne modifizieren, dass ich sage: Für die Entscheidung über solche Fragen wäre die mikroskopische Untersuchung (an der Schnittserie) einer kleinen Individuenzahl von grösserer Wichtigkeit als die makroskopische Untersuchung einer möglichst grossen Individuenzahl. Makroskopische Untersuchung der Zungenpapillen hat uns fast mehr Irrtümer als positive Ergebnisse gebracht, und mikroskopische Untersuchung wird Jahrzehnte zu thun haben, um die Irrtümer wieder aus der Welt zu schaffen, welche in einigen berühmten Publikationen über die Zunge ruhen, in denen die Resultate grösstenteils von rein makroskopischen Wahrnehmungen diktiert sind.

Nicht gegen Personen oder Methoden richtet sich meine Anklage, sondern gegen den Geist, der bisher in der vergleichenden Anatomie herrschte, gegen den Geist, welcher der Bequemlichkeit der makroskopischen Untersuchung zuliebe, jene Grundgedanken und enormen Vorteile, welche die Zellenlehre auch für unsere Wissenschaft gebracht hat, heute noch verneinen will. Und dagegen soll mein Lehrbuch ankämpfen.

Und nun wende ich mich zu jenen Zungenarbeiten, welche sich mit einzelnen Tieren, Tiergruppen oder bestimmten Fragen befassen. Ich beginne mit den Werken über die Zunge der Amphibien, Reptilien und Vögel, reibe daran die Untersuchungen an der Säugetierzunge an und beschliesse mit der Menschenzunge.

Gaupp (01 a) giebt eine Darstellung der Muskulatur der Froschzunge und vom Muskelmechanismus bei den Bewegungen dieser Zunge. Abbildungen, welche das Verhalten der Muskulatur gut verständlich machen, und sich auch in der Neubearbeitung der Anatomie des Frosches (Gaupp 01 b) finden, begleiten den Text. Es ergibt sich, dass von den beiden wichtigen in die Froschzunge eintretenden Muskeln der *Musculus genioglossus* durchaus die Rolle eines Protraktors und Rotators der Zunge nach vorn spielt, und besonders seine *Pars basalis* erscheint in ihrer spezifischen Anordnung als in direkter Beziehung zu der den Fröschen spezifischen Zungenbewegung stehend. Der *Musculus hyoglossus* dagegen kann immer nur eine retrahierende Wirkung auf die Zunge ausüben. Die Richtigkeit dieser Anschauung wurde auch durch das Ergebnis der elektrischen Reizung der Muskeln am soeben getöteten Frosche bestätigt.

Eine eingehende Schilderung der Froschzunge giebt Gaupp (01 b) in seiner Anatomie des Frosches. Von Interesse ist hier das Verhalten des *Sinus basihyoideus*, eines Lymphraumes, der sich einem

mittleren Bezirk der Zungenunterfläche an Stelle eines Teiles des interstitiellen Gewebes ausgebildet und als submuköser Sinus einen Teil der Schleimhaut von der Grundlage abgehoben hat, während sonst eine Grenze zwischen dem inneren, interstitiellen Bindegewebe des Zungenkörpers und dem Schleimhautüberzug gar nicht vorhanden ist. — Bau und Bewegungsmechanismus der Froschzunge haben ein klares Verständnis erst durch die genauere Verfolgung, welche Gaupp dem *M. genioglossus* (siehe oben) angedeihen liess, gefunden.

Gaupp hat in seiner Anatomie des Frosches (Gaupp 01 b) auch die Angaben von Holl (Wiener Sitzungsbericht Bd. 95. 1887) angeführt, nach denen auf den Papillen der Froschzunge Flimmer fehlen würden und stellte dagegen Angaben, die von Flimmerepithel auch auf den Papillen berichten und bestätigte selbst den Flimmerzellenkranz auf den Papillae fungiformes. Später hat nun Holl (Sitzungsber. Wien Bd. 96 1887) seine oben erwähnten Angaben korrigiert und erkannt, dass die Leydig'sche Angabe bezüglich des Vorkommens der Flimmerzellen bei *Rana temp.* die richtige ist. Darauf hat Prof. Holl die Freundlichkeit gehabt, Prof. Gaupp brieflich hinzuweisen. Gaupp (01 c) fügt die betreffende Stelle Holls im Wortlaut bei und bedauert, dass ihm die Holl'sche Angabe entgangen sei, glaubt aber auf Entschuldigung hoffen zu dürfen, da er bei der riesigen Litteratur, die durchzuarbeiten war, sich in erster Linie an die Arbeiten wandte, die schon aus dem Titel die Beziehung auf die Verhältnisse bei *Rana* erkennen liessen (was bei der citierten Arbeit Holls nicht der Fall war).

Bayer (99) schildert, wie sich die geteilte Zunge unserer Eidechsen (*Lacerta agilis* L.) mit ihren beiden Spitzen und mit ihrer gesamten Muskulatur entwickelt. Zur Zeit, wo sich die Zunge zu bilden beginnt, sind die Elemente ihrer beiden Hauptmuskeln von dem künftigen Dorsum linguae noch ziemlich entfernt. Dieses Dorsum tritt am dritten Tage nach der Eiablage in Form eines Längswulstes hervor, der am sechsten Tage durch eine mediane Rinne in zwei Wülste geteilt wird, etwa am achten Tage sieht man auf der Oberfläche der Zunge drei Längswülste und zwei Furchen. Die Zungenspitze ist zu dieser Zeit immer noch einfach und am Mundhöhlenboden festgewachsen, erst bei neuntägigen Embryonen finden sich statt der unpaaren Zungenspitze zwei kleine laterale Auswüchse, die künftigen Zungenspitzen. Die ursprüngliche paarige Anlage der Zunge hat also mit den künftigen Spitzen der Zunge nichts zu thun. Am achtzehnten Tage nach der Eiablage hat die Zunge ihre bekannte äussere Form erreicht. Die beiden *Musculi hyoglossi* erscheinen in ihrer ersten Anlage offenbar als

Äste des van Bemmelen'schen Zellenstranges. Anfangs tief gelegen gelangen sie erst später in die eigentliche Zunge hinein und dringen dann weiter nach vorn. Beim neuntägigen Embryo reichen sie bis in das vordere $\frac{1}{3}$ der Zunge, bei Eidechsen am 30. Tage nach der Eiablage finden wir sie auch in dem freien Vorderteil der Zunge, aber nicht in den beiden isolierten Spitzen derselben. Beim sechstägigen Embryo findet sich die Anlage der unter der Schleimhaut gelegenen Längsmuskulatur. Die die beiden Hyoglossi umschliessenden Muskelbündel erscheinen erst bei etwa 15 tägigen Embryonen und zwar nur dicht um diese herum, also getrennt von und nicht zu verwechseln (wie dies Leydig that) mit den nahe gelegenen M. genioglossi. Die die Hyoglossi umschliessenden Muskeln verbinden sich unterhalb der Schleimhaut sehr bald zum Musculus transversus, der erst bei 20 tägigen Embryonen ganz deutlich entwickelt ist. Der umschliessende Muskel und der Transversus erscheinen auch noch im freien Vorderteil der Zunge, wo wir keine Spur der beiden Hauptmuskeln mehr sehen. Die Musculi genioglossi erscheinen in den ersten deutlichen Spuren erst am neunten Tage nach der Eiablage. Bei 18 tägigen Embryonen treten die ersten Spuren von Einstülpungen auf der Zungenoberfläche auf, welche anfangs solid, später hohl zur Entstehung der Zungenpapillen und der von Reichel, Gaupp, Hoffmann und Bayer als Drüsen angesprochenen Einsenkungen führen. Die erste Anlage des knorpeligen Basihyale erscheint in der eigentlichen Zunge etwas später, als zu ihren beiden Seiten die Meckelschen Knorpel, und zwar anfangs zwischen den beiden Hauptmuskeln, nach vollendeter Entwicklung der gesamten Muskulatur aber wieder ein wenig tiefer nach unten.

Betreffend die Entwicklung der Reptilienzunge, wie der Amphibienzunge vgl. auch die ausführliche Arbeit von Kallius (01b), deren wichtigste Resultate bereits im vorausgehenden Kapitel nach der kürzeren Mitteilung Kallius (01a) skizziert wurden.

Nach Ciaccio (00) zeigt die Zunge der Psittaci folgende Eigentümlichkeiten: 1. Form und Zusammensetzung des sog. os linguale. 2. Die eigentümliche Bewegungsart. 3. Die Menge von Muskelbündeln, welche die Fläche bedecken, und die Art ihrer Endigung. 4. Die Menge sensativer Nerven, welche sich daselbst verteilen und die Art ihrer Endigung. 5. Die zwei grossen besonderen Drüsen, welche unter der Schleimhaut, die die Oberfläche der Zunge bekleidet, liegen, hinter denen zwei Vorsprünge die Zunge abschliessen und von denen jede mit einem runden, dem blossen Auge sichtbaren Löchelchen sich öffnet.

Nach Rawitz (00) ist die Zunge der *Mystacocoeten* (*Megaptera boops* Fabr.) überaus fettreich, auf ihrer runzeligen Oberfläche findet man mit bloßem Auge keine Spur eines Geschmacksorganes. Die Zunge ist kein solides Gebilde, sondern ein hohler Sack mit ungleich dicken Wänden. Die untere Wand ist am Mundhöhlenboden festgewachsen, die obere offenbar in der Nähe der Choanen, am harten Gaumen, doch so, dass sie in der Medianlinie in einer Ausdehnung, die der Ösophagusöffnung entspricht, nicht am Knochen, sondern an der ventralen Wand des Ösophagus festhaftet. Es ist daher an dieser Stelle der Sack geschlossen und er hat seitlich davon zwei nach hinten zur Luftröhre gelegene Öffnungen. Die von Eschricht an der Zungenoberfläche beschriebenen Papillen sind indifferente Zottenbildungen.

E. Lange (00) kommt auf Grund eigener Untersuchungen zum Resultat, dass bei Pferd, Rind, Schaf, Schwein stets Zungenranddrüsen vorkommen. Beim Pferd liegen dieselben unter der Schleimhaut der Zungenseitenfläche, in die sie auch ausmünden; Art des Vorkommens, der Ausbreitung u. s. w. variieren sehr. Eine *Plica fimbriata* ist beim erwachsenen Pferde nicht ausgeprägt. Beim Rinde ist eine *Plica s. Crista sublingualis* und eine *Plica fimbriata* vorhanden, die sich als Reihen kegelförmiger, verhornter Papillen präsentieren. Die Zungenranddrüsen liegen submukös zur *Plica fimbriata*, in deren Bereich sie ausmünden. Art des Vorkommens und der Ausbreitung richtet sich nach der variablen Ausbildung der *Plica fimbriata*. Zuweilen kommen noch accessorische Zungenranddrüsen vor. Das Schaf besitzt, wie das Rind eine *Plica s. Crista sublingualis* und *fimbriata*. Die Zungenranddrüsen liegen submukös zur *Plica fimbriata*; stets bilden sie ein kleines kompaktes Paket. Beim Schweine fehlt die *Plica fimbriata*, die *Plica sublingualis* ist nur unvollkommen entwickelt. Die Zungenranddrüsen liegen submukös zur Zungenschleimhaut, an der Unterfläche der Zunge, zwischen Zungenspitze und Zungenrund, in der Mitte der Fläche, die vom Zungenrand und der Umschlagstelle der Schleimhaut auf den Boden der Maulhöhle hin begrenzt wird; Art des Vorkommens und Ausbreitung variieren. Auch beim Menschen glaubt Lange (hier auf Grund von Litteraturstudien) das Vorkommen von Zungenranddrüsen (kleine Gruppen epithelialer Drüsen, deren kurze Ausführungsgänge an der *Plica fimbriata* münden) annehmen zu dürfen. Mikroskopische Untersuchung ergab, dass die Zungenranddrüsen bei allen untersuchten Tieren stark aufgeknäuelte Schleimdrüsen sind, welche von lockerem Bindegewebe umgeben werden. Die Zungen von Mensch,

Rind und Schaf zeigen hinsichtlich der Gruppierung resp. des Vorkommens der Schleimdrüsen Übereinstimmung; dieselben bilden hier einen in sich geschlossenen und nur sehr wenig unterbrochenen Ring. Dieser Ring ist auch bei Pferd und Schwein ausgeprägt, nur fehlt bei dieser Gruppe das Verbindungsstück nach vorn, wogegen beim Pferd regelmässig, beim Schwein jedoch nur in circa ein Drittel aller Fälle die dem Zungengrunde parallelen Teile dieses von Oppel zuerst mit dem Namen „Schleimdrüsenring“ belegten Gebietes relativ stark entwickelt sind. Das Vorhandensein des primitiven Schleimdrüsenringes, der wohl den meisten Säugetierordnungen zukommen wird, und der durch Lange nunmehr auch bei Ungulaten nachgewiesen ist, spricht überzeugend dafür, dass die noch jetzt vorhandenen (durch die Muskularisierung nicht verdrängten) Schleimdrüsen die ältesten Teile der Säugetierzunge sind. Die überaus starke Ausbreitung des Schleimdrüsenringes bei den Ungulaten bekräftigt überzeugend den Gedanken Gegenbaur's, dass die Zunge als Drüsenorgan entsteht, dass sich an die Drüsenbildung die Muskularisierung anschliesst und dass endlich der muskulöse Anteil der Zunge mehr oder minder zur vollständigen Herrschaft gelangt. Es wird aber andererseits dadurch die Behauptung Gegenbaur's, die Muskelzunge sei nur vom Grunde derselben entstanden, widerlegt; es muss vielmehr angenommen werden, dass der Schleimdrüsenring die Grenze des Gebietes ist, welches sich an der Muskularisierung beteiligt hat. Das Verhalten der Zungenranddrüsen zeigt, dass auch beim Pferd und Schwein, welchem eine *Plica fimbriata* fehlt, jene die Zungenranddrüsen bedeckenden Schleimhautstücke in der That den von Gegenbaur beim Menschen *Plicae fimbriatae* oder Unterzunge genannten Gebilden entsprechen; was auch mit den von Nusbaum und Markowski am Skelet der Unterzunge (beim Schwein wenigstens) gewonnenen Resultaten übereinstimmt.

Putschkowski (94) findet bei Wiederkäuerembryonen, dass die ersten Anlagen der Wallpapillen und Pilzpapillen als bindegewebige Hügel erscheinen, die mit Epithel bedeckt sind. Die Wälle der Wallpapillen bilden sich dadurch, dass das Epithel in einer gewissen Entfernung um die ersten epithelialen Sprossen in die Tiefe wächst. Die Ebnerschen Drüsen erscheinen verhältnismässig spät. Die Pilzpapillen entwickeln sich auch durch Hineinwachsen des Epithels, aber viel später als die Wallpapillen (Rind: Kopflänge 19—27 mm, Zungenlänge 8—9 mm); sie treten zuerst im Gebiet der Wallpapillen auf und verbreiten sich dann allmählich über die Zunge bis zur Spitze. Dass sich die Wallpapillen aus den Pilzpapillen entwickeln, wie Brücher

und Kunze annehmen, bestreitet Putschkowski, weil nach seiner Beobachtung die Wallpapillen viel früher auftreten.

Zuckerkandl (00) hat die Eingeweide bei *Chiromys madagascarensis* untersucht. Die lange schmale Zunge enthält eine lange Lyssa, vier Wallpapillen sind vorhanden, von diesen hat eine (*Papilla centralis*) ihren Sitz am Foramen caecum, während die drei anderen in eine frontal gestellte Reihe gruppiert, sich vor der *Papilla centralis* befinden, eine *Papilla foliata* fehlt; ebenso die Zungenzonsille.

„Wie Gegenbaur (Beitr. z. Morph. d. Zunge. Morph. Jahrb. Bd. 11.) angiebt, fehlt der *M. transversus linguae* bei *Tarsius*; hieraus schliesst dieser Forscher, dass der *Transversus* keinen ursprünglich der Zunge angehörigen Muskel darstellt, sondern aus den vorhandenen longitudinal verlaufenden Bündeln entstanden sei. Ferner findet Gegenbaur, dass der *M. genioglossus* der Prosimier, im Gegensatz zu dem bei anderen Säugetieren fächerförmig in die Zunge einstrahlenden, schwach entwickelt ist und demnach auf einer tieferen Stufe steht. Der *Genioglossus* soll sich überhaupt nur in der hinteren Hälfte der Zunge finden, und das Eindringen desselben in den vordersten Teil der Zunge erst nach der Rückbildung der Unterzunge möglich sein.

Für *Chiromys* gelten diese Angaben nicht; wir sehen neben der gut entwickelten Unterzunge einen mächtigen *Genioglossus* und einen schön entfalteten *M. transversus*, der keine nähere Beziehung zur Längsmuskulatur der Zunge zeigt.“

Die Lyssa, welche entwickelter als beim Hunde ist, beschreibt Zuckerkandl eingehend mikroskopisch.

Zwischen den Unterzungen von *Chiromys* und derjenigen von *Stenops*, *Tarsius* und *Lemur* bestehen wesentliche Unterschiede. *Chiromys* besitzt kein Fettgewebe in der Unterzunge wie *Stenops*, keine Muskulatur wie bei *Tarsius*, und der Knorpel hat sich auf die mediane Leiste zurückgezogen.

Endlich liegen noch einige Arbeiten vor, welche sich speziell mit der Zunge des Menschen befassen, Hammar (01) schildert deren Entwicklung, Zieler (01) die Wallpapillen und Stahr (01) die Pilzpapillen der menschlichen Zunge.

Hammar (01) untersuchte die Entwicklung der Zunge und der Mundspeicheldrüsen beim Menschen und kam zu folgenden Resultaten:

Das *Tuberculum impar* ist nicht als die Anlage des Zungenkörpers und der Zungenspitze zu bezeichnen. Diese umfassen von ihrer ersten

Anlegung an einen weit grösseren Bezirk des Mundhöhlenbodens; das Tuberculum impar ist eine Bildung transitorischer Art und entspricht nur einem beschränkten Gebiete des vor dem Foramen caecum gelegenen Zungenkörpers. Die Zungenwurzel entstammt nur den ventralen Enden der zwei Schlundbogen; das dritte Bogenpaar hat an ihrer Bildung keinen Anteil. Hammar schliesst sich also, was die Entstehung der Zungenwurzel anlangt, der Ansicht, welche Born gegen His ausgesprochen hat, unbedingt an. Das Mittelstück des dritten Bogenpaares hingegen bildet die Anlage der Epiglottis.

Zieler (01) untersuchte Wallpapillen des Menschen und zwar vom Neugeborenen, vom 1 $\frac{1}{2}$ jährigen Kind, vom 11jährigen Knaben, vom 40jährigen Hingerichteten und zwei Erwachsenen, über welche nähere Altersangaben nicht vorlagen. Untersucht wurden von jeder Zunge stets wenigstens zwei, in der Regel aber vier einzelne Papillen. Zieler kommt zu folgenden Resultaten. 1. Das von Schaffer als ein gelegentliches beschriebene Vorkommen von Ganglienzellen im Stroma der Wallpapillen des Menschen ist ein regelmässiger Befund, 2. Fast unter jeder Wallpapille liegt ein zu ihr gehöriges Remaksches Hemiganglion. Die durchtretenden Fasern vereinigen sich mit den vorbeiziehenden wieder und bilden entweder an der Basis der Papille ein lockeres Geflecht, von dem aus die einzelnen Nervenäste gegen das Oberflächenepithel hin ausstrahlen oder der Nervenstamm teilt sich nach dem Durchtritt durch das Ganglion direkt in zahlreiche büschelförmig gegen die Peripherie hin verlaufende Stränge. Das Geflecht, sowie die feineren Verzweigungen enthalten bis unter das Oberflächenepithel eingelagerte Ganglienzellen. 3. Ganglien und Ganglienzellen finden sich regelmässig auch an den Nerven und im Bindegewebe des Walles. 4. Weitverzweigte atypische Epitheldurchwucherungen mit Bildung von tiefreichenden Zapfen und zum Teil abgeschnürten Epithelperlen (konzentrischen Körpern) sind in den Wallpapillen des Menschen durchaus nichts Ungewöhnliches. Für einen Teil dieser Bildungen ist vielleicht an eine Entstehung aus nicht zur Entwicklung gekommenen Drüsenanlagen zu denken. 5. Die Ausführungsgänge der in der Gegend der Wallpapillen vorhandenen serösen Drüsen können ausser in den Wallgraben und an der Oberfläche der Papillen auch in den Nebenwallgraben und an der freien Zungenoberfläche münden. Das von Schaffer beschriebene Vorkommen einzelner kleiner zu serösen Drüsen gehöriger Drüsenläppchen von gemischtem Charakter, in welchen neben Eiweisszellen auch Schleimzellen sich finden, bestätigt Zieler. Auch sah er in einem einzigen Falle, dass mit dem Ausführungsgang

einer nur aus wenigen Läppchen bestehenden Schleimdrüse sich der einer kleinen serösen Drüse vereinigte. An der betreffenden Stelle waren zwei nebeneinander liegende Papillen von je einem konzentrischen Nebenwall umgeben, und in der Mitte zwischen diesem mündete die Drüse an der Oberfläche. „Es können also Eiweissdrüsen sogar an der freien Zungenoberfläche münden“. In einem zweiten Falle mündete eine seröse Drüse in eine flache Furche in der Nähe des Wallgrabens. In diesen Befunden sieht Zieler eine Bestätigung der Ranvierschen Angabe, der sich Oppel (Lehrbuch III) nicht anschliessen zu können erklärt, es gäbe in der Zunge auch seröse Drüsen, welche nicht zu den Geschmackspapillen münden. Zieler kann also nicht als alleinige Regel gelten lassen, dass sämtliche Ausführungsgänge der serösen Drüsen in der Gegend der umwallten Papillen, in deren Gräben oder ausnahmsweise an deren Oberfläche in eine Grube münden (v. Ebner in Koellikers Handbuch 1899, ausserdem in: Die acinösen Drüsen der Zunge. Graz 1873).

In dem zuletzt erwähnten Falle von Zieler (Seröse Drüse in eine flache Furche in der Nähe des Wallgrabens mündend) waren Geschmacksknospen in den gemeinsamen Ausführungsgang nicht eingelagert, die auch im Nebenwallgraben, falls dort Ebnersche Drüsen mündeten, nur in zwei von drei Zungen nachgewiesen werden konnten.

Ob demnach der Graben der umwallten Papillen mit Gmelin und dem ihm anscheinend beistimmenden Schaffer als aus der Verschmelzung einzelner mit Sinnesepithelien ausgestatteter Ausführungsgänge seröser Drüsen entstanden aufzufassen, der Wallgraben also dementsprechend als das Sekundäre anzusehen ist, erscheint Zieler zweifelhaft, sowohl wegen des von ihm beschriebenen wohlausgebildeten Wallgrabens, in den auf eine längere Strecke keine einzige Eiweissdrüse mündete und der sonst hier wohl hätte fehlen können, als auch wegen des nicht allzu seltenen Vorkommens solcher Ausführungsgänge an ganz anderen Stellen. Ganz abgesehen davon, dass nach den Untersuchungen von Hermann und Gråberg die Entstehung der serösen Drüsen abhängig ist von den Epitheleinsenkungen des Wallgrabens, und nicht umgekehrt dieser aus den Drüsenausführungsgängen entsteht.

Der von Zieler gemeinte Passus meines Lehrbuches dürfte wohl der folgende sein (Oppel, Lehrbuch III, pag. 219) „Wie schon erwähnt wurde, stellten sich einige Forscher (Ranvier, Ellenberger und noch im Jahre 1897 Renaut) zu v. Ebner in Widerspruch, indem sie annehmen, es gäbe in der Zunge auch seröse Drüsen, welche nicht zu

den Geschmackspapillen münden. Ich habe solche vermisst und schliesse mich darin vollkommen v. Ebner an.“

Die Ziellerschen Drüsen scheinen mir die Richtigkeit dieses Satzes nicht zu beeinträchtigen. Da wir wissen, (vgl. mein Lehrbuch III), dass die Geschmacksdrüsen verhältnismässig junge Bildungen sind, die in Abhängigkeit von den Geschmackspapillen entstehen, so kann es uns doch gewiss nicht wundern, wenn sich bisweilen solche Drüsen auch in der Nähe der Geschmackspapillen, z. B. vom Nebenwallgraben ausgehend, bilden. Ich glaube, dass wir solche Drüsen, so interessant deren Vorkommen ist, doch immerhin zu den zu den Geschmackspapillen mündenden Drüsen rechnen dürfen. Anders verhält es sich aber, wenn Forscher seröse Drüsen in der Zunge, unabhängig von den Geschmackspapillen, namentlich im Zungengrunde regelmässig vorkommen lassen wollen. Unmöglich erscheint eine Umwandlung der Schleimdrüsen des primitiven Schleimdrüsenringes in seröse, z. B. gemischte Drüsen (vergl. die gemischte Nuhn'sche Drüse des Menschen) zwar nicht, aber ich halte sie nicht für nachgewiesen, und auch Zieler scheint mir sie nicht behaupten zu wollen.

Stahr (01) untersuchte die Papillae fungiformes der Zunge und ihre Bedeutung als Geschmacksorgane und fasst folgende in der Arbeit gewonnene Gesichtspunkte zum Schlusse zusammen. I. Der Reichtum an Knospen auf den verschiedenen Papillensorten geht Hand in Hand mit dem Grade der Ausprägung der Papillengestalt, ihrer Grösse und Zahl. a) Die Vallatae, ihr einheitlicher Wall und Graben, werden erst spät fertig und b) gleichzeitig nehmen die fungiformen Papillen eine unbestimmtere Form, Stellung und Richtung an, werden relativ kleiner, geringer an Zahl, ihr Epithel verliert zum Teil seine Knospen und verhornt. II. Somit wechselt die Bedeutung der verschiedenen Papillensorten für die Funktion des Schmeckens während des individuellen Lebens: Der grösste Reichtum an Knospen und damit die Hauptperiode der Schmeckfunktion für die Fungiformes findet sich beim Säugling, für die Gräben der Vallatae — und Foliateae — beim Erwachsenen. Die anfangs durch die dichteste Stellung der Fungiformes so gut versorgte Zungenspitze tritt also später ihre Hauptrolle an die Basis, d. h. den Arcus papillaris, ab.

Aus den speziellen Resultaten Stahrs sei hervorgehoben, dass sich beim Neugeborenen auf allen Pilzpapillen Geschmacksknospen finden. Ferner wächst die Pilzpapille bis zum Säuglingsalter hauptsächlich in die Länge, die pilzförmige Gestalt wird erst mit der Entfaltung sekundärer Papillenstöcke erreicht, welche ein zweites Stadium im Wachstum

der Papillen bedeutet; dann erst kann man füglich auch von Fuss und Kopf dieser Gebilde sprechen. Die sekundären Papillen treten bereits bei einige Monate alten Kindern auf. Auch hier tragen noch alle Pilzpapillen Knospen, während die Zunge des Erwachsenen auch Pilzpapillen ohne Knospen aufweist. Das Epithel der letzteren ist verhornt, öfters mit langen Zipfeln. Es kommen aber auch Formen vor, die geradezu Übergänge darstellen, Papillen, die in einem Teile mächtig verhornt sind, in dem anderen Knospen aufweisen. Doch besteht kein Übergang zwischen Fadenpapillen und Pilzpapillen, ebensowenig eine Verwandtschaft zwischen Wallpapillen und Balgdrüsen, auch Wallpapillen und Pilzpapillen gehen nicht ineinander über. Kurz, Stahr bringt durch seine Untersuchungen der Kinderzunge für eine Reihe der von mir gefundenen Thatsachen und aufgestellten Lehren weitere Beweise. Eine solche Bestätigung ist um so willkommener, da Stahr nirgends (weder im Litteraturverzeichnis noch in der Litteraturbesprechung) erwähnt, dass ihm etwa meine in den Jahren 1899 und 1900 erschienenen Arbeiten über die Zunge, besonders der dritte Teil meines Lehrbuches bekannt gewesen wären.

Die Übereinstimmung, welche zwischen den Ergebnissen Stahrs und meinen Anschauungen bestehen und etwaige Differenzen so eingehend zu erörtern wie es die wertvollen Beobachtungen Stahrs eigentlich verdienen, ist natürlich in dem Rahmen dieser Ergebnisse nicht gut möglich, sonst würde dieser Aufsatz den Umfang einer Spezialarbeit erreichen. Doch sei es mir gestattet, einige der Ergebnisse Stahrs, welche meine Anschauungen weiter beweisen oder ergänzen, kurz zu beleuchten und einige Resultate meiner Arbeiten und derjenigen von Stahr dadurch für die Wissenschaft nutzbringender zu machen, dass ich dieselben zu einem harmonischen Ganzen verschmelze. Gustav Born, auf dessen Zureden Stahr seine Untersuchungen, nachdem dieselben lang geruht hatten, wieder aufnahm, ist leider zu früh verstorben, um Stahr auch noch zu veranlassen, diese Verschmelzung in seiner Arbeit selbst vorzunehmen.

Als wichtigste Beobachtung Stahrs erscheint mir, dass allen Pilzpapillen des Neugeborenen Geschmacksknospen zukommen. Ich habe nachgewiesen, dass bei Beuteltieren (so. z. B. *Phascolarctus cinereus* und *Phalangista*) gleichfalls allen Pilzpapillen Geschmacksknospen zukommen. Diese Übereinstimmung im Bau der Pilzpapillen, welche sich bei niederen Säugetieren und beim neugeborenen Menschen finden, dürften als Beweis dafür angesehen werden, dass wir es hierin mit ursprünglichen Verhältnissen zu thun haben, und dass demnach die Knospen der Pilz-

papillen bei den Säugetieren nicht wie Poulton wollte, erst neuerworbene sondern altererbte Bildungen sind, und dass es gerechtfertigt war, dass ich die Pilzpapillen in meinem Lehrbuch (III. Teil pag. 192) in die Reihe der Geschmackspapillen einreichte.

Die weitere Angabe Stahrs, dass die Pilzpapillen ihre pilzförmige Gestalt erst mit der Entfaltung sekundärer Papillen erreichen, bauen meine Lehre von der Entstehung der Zungenpapillen insofern weiter aus, als also die Pilzpapillen beim Menschen schon vor dem Stadium der sekundären Papillenbildung durch das Auftreten von Knospen als Geschmackspapillen gekennzeichnet sind.

Darin dass Stahr diejenigen Schleimhautpapillen oder Papillenkompexe, welche Knospen bergen, als „Geschmacksorgane“ (ich sage geradezu „Papillae gustatoriae“, an anderer Stelle „Geschmackspapillen“) bezeichnet, finde ich eine wesentliche Unterstützung meiner Auffassung, um so mehr da Stahr, wie gesagt, mein Lehrbuch fremd geblieben ist.

Auch darin schliesst sich Stahr ganz an mich (Oppel [00]) an, dass es ihm bei mikroskopischer Untersuchung stets möglich war, zwischen Wallpapillen und Pilzpapillen zu unterscheiden. Betreffend den vermeintlichen Übergang zwischen Wallpapillen und Pilzpapillen habe ich jedoch darauf hingewiesen, dass ich um der Grösse willen allein Pilzpapillen nicht für Übergangsformen zu Wallpapillen ansehen kann, dass ich vielmehr als Übergangsformen nur solche Papillen ansehen könnte, welche mit den ersten Anlagen der Geschmacksdrüsen versehen sind. Ich habe dann weiter ausgeführt, dass wir überhaupt zwischen zwei Fragen zu unterscheiden haben. Die erste derselben, ob die Wallpapillen ursprünglich aus weiter gebildeten Pilzpapillen (durch das Hinzukommen von Geschmacksdrüsen und Knospenbildung an den Seitenwänden) entstanden sind, möchte ich nicht ohne weiteres mit „Nein“ beantworten. Die andere Frage aber, ob heute noch, also aus den jetzt vorhandenen Pilzpapillen, Wallpapillen entstehen, habe ich entschieden mit „Nein“ beantwortet und freue mich, darin von Stahr bestätigt zu werden.

Das oben (unter II) dargestellte Hauptresultat Stahrs betreffend die Bedeutung der verschiedenen Papillensorten für die Funktion des Schmeckens während des individuellen Lebens aber ist eine wichtige Bestätigung (und spezielle Anwendung auf den Menschen) der von mir aufgestellten allgemeinen Lehre: „Das Vorkommen von Pilzpapillen (Papillae fungiformes) ist bei den Säugetieren weit verbreitet und wahrscheinlich schon von niederen Wirbeltieren her übernommen, doch tritt die Thätigkeit der Pilzpapillen im Dienste des Geschmackssinnes bei Säugetieren allmählich zurück, da Wallpapillen und Randorgane als für

diese Aufgabe besser eingerichtete Organe an ihre Stelle getreten sind, ja vielleicht sich aus ihnen herausgebildet haben“.

Für letztere Herausbildung aber, mit welcher sich Stahr vielleicht zunächst noch nicht ganz mit mir einverstanden glauben mag, ergibt sich ein Verständnis, wenn wir zurückgehen auf den ursprünglich papillären Bau der Mundhöhlenschleimhaut, auf dessen Bedeutung ich hingewiesen habe, und welche den Schlüssel für alle diese anscheinenden Rätsel liefert, indem aus dem papillären Bau der Mundhöhlenschleimhaut die verschiedenen bei den heute lebenden Wirbeltieren vorkommenden Zungenpapillen herzuleiten sind, — verschiedene Ergebnisse gleichartiger Anlagen in einem gemeinsamen Mutterboden.

Bauchspeicheldrüse.

Als ich vor zwei Jahren in diesen Ergebnissen (Bd. 9 pag. 141 ff.) die Bauchspeicheldrüse zum Gegenstand der Erörterung machte, standen die intertubulären Zellhaufen (die sog. Langerhansschen Inseln) im Vordergrund des Interesses. Auch bis heute hat sich dies nicht geändert; trotzdem kann den Lesern der folgenden Ausführungen kein besseres Resultat in Aussicht gestellt werden, als das negative, dass wir immer noch nicht mit absoluter Sicherheit sagen können, wozu diese merkwürdigen Territorien im Zellstaat des Pankreas eigentlich da sind.

Allerdings haben sich unsere Anschauungen über die intertubulären Zellhaufen in den letzten Jahren weiter geklärt, und Hand in Hand ging diese Klärung mit dem Fortschreiten unserer Kenntnisse über den feineren Bau des Pankreas im allgemeinen. Nicht nur, dass das vorhandene Wissen darüber im III. Teil meines Lehrbuches eine Sichtung fand, sondern es sind auch seit dem Erscheinen dieses Teiles wieder eine ganze Reihe von Autoren mit Arbeiten über das Pankreas in die Öffentlichkeit getreten. Nicht allein von seiten der mikroskopierenden Anatomie wurde das Pankreas der Fische, Amphibien, Reptilien, Vögel, Säugetiere und des Menschen durchgearbeitet, sondern auch in der physiologischen Werkstätte beschäftigte man sich emsig mit der Bauchspeicheldrüse, und Hand in Hand mit Anatomie und Physiologie hat klinische und pathologisch anatomische Untersuchung beim Versuche, das Wesen des Diabetes zu ergründen, Licht auf die Bedeutung des Pankreas, insbesondere seiner intertubulären Zellhaufen, zu werfen gesucht.

So kann ich auch die Ergebnisse, welche durch diese Untersuchungen in den letzten zwei Jahren gezeitigt wurden, am besten zur Darstellung bringen, indem ich zunächst mit dem Pankreas der ver-

schiedenen Wirbeltiergruppen beginne und daran anschliesse, was sich über die Thätigkeit der Pankreaszelle im allgemeinen ergeben hat. Ein besonderer Abschnitt soll dann den intertubulären Zellhaufen gewidmet sein.

Was die Entwicklung des Pankreas und der Leber anlangt, so habe ich von denjenigen neueren Arbeiten, welche sich damit befasst haben, in diesem und meinem letztjährigen Referat nur die mir bekannt gewordenen Titel im Litteraturverzeichnis erwähnt und verweise auf die abgerundete klare Darstellung, welche uns Piper (02) in seiner eingehenden historisch-kritischen Studie betreffend unser Wissen über die Entwicklung von Leber, Pankreas und Milz bei den Vertebraten neuerdings gegeben hat.

Petromyzonten.

Zu einer Zeit, zu der der Eingang in den Darmkanal bei Wirbeltieren noch gar nicht den Charakter und jene Eigentümlichkeiten zeigte, welche demselben bei den heute lebenden Abkömmlingen der Urtypen der Wirbeltiere zukommen und diesen Eingang zu dem stempelten, was wir als Mundhöhle bezeichnen, war auch die Gestalt des gesamten Vorderdarms eine andere als wir sie heute sehen. Es ist eine offene Frage, in welche Zeit wir, um nur ein Beispiel zu nennen, die erste Entstehung des Magens, jener wichtigen drüsentragenden Kammer, in welcher die Nahrungsstoffe für die wichtigere dem darauffolgenden Darms zukommende Funktion der eigentlichen Verdauung vorbereitet werden, zu setzen haben. Gegenbaur (01) lässt einen solchen Magen erst bei Wirbeltieren sich bilden, bei manchen noch fehlen, während ich (Oppel [00]) im Gegensatz zu Gegenbaur annehme, dass ein solcher Magen ursprünglich allen Wirbeltieren zukam, und dass es sich da, wo er heute fehlt, z. B. bei manchen Teleostierfamilien, um Rückbildungen handelt. Aber auch im Falle, dass meine Ansicht die richtige sei, dürfte es vor Entstehung der Wirbeltiere doch wohl ursprüngliche Tiertypen gegeben haben, welche weder einen Magen noch einen Ösophagus, noch eine Mundhöhle in der Gestalt, wie sie heute lebenden Wirbeltieren zukommen, besessen haben. — Damals aber schon, und dies glaube ich im III. Teil meines Lehrbuches nachgewiesen oder doch wenigstens wahrscheinlich gemacht zu haben, besaßen jene Urformen am Darmanfange Drüsenorgane, aus denen die Bauchspeicheldrüse und die Leber der heute lebenden Wirbeltiere hervorgegangen sind. Soll diese meine Ansicht richtig sein, so müssen wir annehmen, dass auch den niedersten der heute lebenden Wirbeltiere

(ich sehe von dem offenbar reduzierten Amphioxus ab, da derselbe als direkter Ahne der Wirbeltiere doch nicht so ganz allgemein anerkannt ist) eine Bauchspeicheldrüse zukommt. Am sprödesten, einmal wegen der für die Beschaffung des Materials bestehenden Schwierigkeiten und kaum weniger wegen der Vergessenheit, in welche einige wichtige ältere Arbeiten bei jüngeren Forschern versunken waren, erwiesen sich für den Pankreasnachweis die Cyklostomen. Ich habe nun im III. Teil meines Lehrbuches pag. 825 ff. sowie in diesen Ergebnissen Bd. 9 pag. 155 ff. die damals vorliegende Litteratur über das Cyklostomenpankreas zusammengestellt und auf die wichtigen Arbeiten von v. Kupffer, Legouis, Maas und anderen hingewiesen.

Aus diesen Arbeiten geht hervor, inwiefern die bei verschiedenen Vertretern der Cyklostomen verschieden gestalteten Drüsenmassen am Anfange des Darmes nach ihrem Baue mit dem Pankreas höherer Vertebraten übereinstimmen. Dass diese Übereinstimmung keine vollkommene sein kann, ist dem Denkenden klar. Einmal leiten wir ja das Pankreas der Selachier oder der Säugetiere nicht direkt von dem der Cyklostomen ab, vielmehr sind alle drei nur aus einer ursprünglichen Drüsenform älterer Vertebraten hervorgegangen. Dann hat das Cyklostomenpankreas im Zusammenhang mit der eigentümlichen Lebensweise dieser Tiere ganz besondere Veränderungen erfahren. Die Obliteration der Ausführgänge, auch der Leber, bei erwachsenen Petromyzonten ist eine Veränderung, welche ihrerseits wieder den Bau des Pankreas bedeutend alterieren musste. Endlich lehrt uns vergleichende Anatomie wie Entwicklungsgeschichte (und zu diesem Schluss kam ich in diesen Ergebnissen Bd. 9 pag. 158), dass wir es in der Bauchspeicheldrüse der Wirbeltiere vielleicht mit zwei ganz verschiedenen Drüsen zu thun haben, welche zwar beide einem gemeinsamen Mutterboden (sei es einem Vorpankreas niederer Tiere oder sei es nur dem Darmepithel) entstammen, von denen aber die eine, das Urpankreas, nur noch bei den heute lebenden Cyklostomen als selbständige Drüse (pankreasähnliches Organ) erhalten, direkt von den Vorfahren der Wirbeltiere herkommen, einen einfacheren Drüsentypus darstellen, in der Form der intertubulären Zellhaufen bei Selachiern (vielleicht auch manchen Reptilien) noch zu den Ausführgängen auch beim Erwachsenen in Beziehungen stehen, bei den höheren erwachsenen Vertebraten dagegen auch diese Beziehung verlieren und hier nach der Funktion an Bedeutung zurücktreten würde, während die zweite Drüse, das bleibende Pankreas, nach dem Typus der Wirbeltierspeicheldrüsen gebaut, erst bei den höheren Fischen entstehen und allmählich, namentlich bei den Säuget-

tieren über das Urpankreas, (die intertubulären Zellhaufen) anatomisch und physiologisch vollständig prädominieren würde. Dieser meiner Auffassung ist inzwischen auch Wiedersheim 02 (pag. 384) beigetreten.

Den Unterschieden aber, welche bei dieser uns heute über die Phylogenie des Pankreas plausibel erscheinenden Vorstellung im Pankreasbau nicht nur erwartet werden dürfen, sondern geradezu erwartet werden müssen, mit dem Mikroskop nachzugehen, ist eine dringende Pflicht für die vergleichend anatomische Forschung. Besonderes Interesse besitzen hierin die Cyklostomen, und ich freue mich, im folgenden über einige Arbeiten berichten zu können, welche sich mit dem noch verhältnismässig wenig genau bekannten Pankreas der Petromyzonten beschäftigen.

Giacomini (00 a) untersuchte das Pankreas der Petromyzonten, besonders des *Petromyzon marinus* und beschreibt dasselbe als ein drüsiges Organ, das nach Lage und Beziehungen und nach seiner Struktur als ein wahres Pankreas anzusehen ist.

Dieses Organ findet sich bei *Petromyzon marinus*, wo es bekanntlich durch die von Giacomini nicht erwähnten Untersuchungen von Legouis nachgewiesen wurde, am kranialen Ende des Mitteldarmes und wird einem kleinen Teile nach durch vereinzelte Drüsenfollikel dargestellt, die in der Wand des Darmes ihre Lage haben. Einem viel grösseren Teile nach besteht dasselbe aus einer Drüsenmasse, die sich in cranio-kaudaler Richtung erstreckt und zum Teil in der Spiralfalte, zum Teil in den dorsalen Teilen der Leber eingebettet liegt.

Die einzeln auftretenden Follikel und die Hauptdrüsenmasse bestehen aus zwei Arten absondernder Höhlen. Einmal finden sich Tubuli oder absondernde Schläuche, die von einem Epithel ausgekleidet sind, das den typischen Bau der Pankreaszellen besitzt. Zwischen diesen Schläuchen finden sich andere absondernde Höhlen, von der Form von Blasen, die ein hohes cylindrisches Epithel besitzen, deren Protoplasma fein netzförmig erscheint und in den Maschen des Netzes feine Körnchen enthält. Häufig enthalten diese Blasen in ihrem Inneren auch Anhäufungen roter Blutzellen. Diese Bildungen sind als intertubuläre Zellhaufen zu deuten. Bei den Petromyzonten fehlen Ausführungsgänge des Pankreas, und die Absonderung ist als eine innere zu betrachten. Die Struktur des Pankreas der Petromyzonten beweist klar, dass die intertubulären Zellhaufen ein wichtiger Bestandteil des Organes sind und eine andere Funktion besitzen als die typischen Pankreaszellen, wenngleich ihre Rolle vorläufig nicht bestimmbar ist.

Soweit folgte ich dem Referat v. Koellikers, welchem ich aus der Originalarbeit noch folgende mir wichtig erscheinende Angaben Giaco-

minis (00a) beifügen möchte. In der Hauptdrüsenmasse haben die von Giacomini als intertubuläre Zellhaufen gedeuteten Höhlen bisweilen ein sehr weites Lumen und gleichen in gewisser Beziehung den Bläschen der Schilddrüse. Die rote Blutkörperchen enthaltenden Höhlen gleichen darin den von Laguesse bei Schafsembryonen beschriebenen intertubulären Zellhaufen. Rote Blutkörperchen haltige Höhlen hat Giacomini auch bei sehr vorgeschrittenen (12—13 cm langen) Stadien von *Ammocoetes* beobachtet. Die Schwierigkeit einer Deutung für den Blutgehalt dieser Räume verhehlt sich Giacomini nicht, er denkt an eine Verbindung der Höhlen mit Blutkapillaren und erinnert an die bei höheren Vertebraten bestehenden innigen Beziehungen zwischen intertubulären Zellhaufen und Blutgefässen. Obschon im ganzen intertubuläre Zellhaufen und Pankreasschläuche wechselnd untereinander gelagert sind, so finden sich doch auch Stellen, an welchen die einen über die anderen prädominieren. Im kaudalen Teil der Drüsenmasse finden sich Lappchen, welche nur aus Höhlen bestehen, die zu grossen Haufen vereinigt sind.

In einem nachträglichen Zusatz erklärt Giacomini, dass er gegen Giannelli der Anschauung von Massari und Diamare beistimmt, dass das Verhalten der intertubulären Zellhaufen bei höheren Vertebraten mehr entwickelt ist, im Vergleich zu den *Petromyzonten*.

Laguesse stimmt mit Giacomini in der Deutung der Höhlen bei *Petromyzon* als Aequivalente der intertubulären Zellhaufen überein auf Grund der Untersuchung eines Präparates von Giacomini.

Diamare (01) hat die epithelialen Cysten im Pankreas der *Petromyzonten* untersucht. An einem sehr grossen Exemplar von *Petromyzon marinus* liess sich folgendes beobachten: Das ganze in der Dicke der Darmwand liegende Pankreas besteht aus zwei Massen, welche durch einen Zug von derselben Substanz verbunden werden. Nahe der Vereinigungsstelle der drei Massen hat Diamare in jeder derselben eine Cyste, gebildet von einem eigentümlichen einfachen Epithel, gefunden. Diese epithelialen Cysten haben keine eigentliche bindegewebige Überkleidung oder Kapsel, sondern liegen, eng benachbart denen, welche Giacomini den Zymogenschläuchen homologisiert und den grösseren Bläschen, welche mit den intertubulären Zellhaufen homologisiert wurden, im selben interstitiellen Gewebe. Diese Bildungen, welche Diamare Drüsenteile (*costituenti glandulari*) nennt, sind vom Cystenepithel bisweilen nur durch Kapillaren getrennt. In solchen Punkten besteht deswegen so nahe Verbindung zwischen den grösseren Bläschen und dem Epithel, dass bei der durch die Fixierungsmittel ent-

stehenden Retraktion einige der letzteren dem Epithel folgen und mit demselben verbunden erscheinen. — Das Epithel der Cysten besteht aus Zellen, deren Höhe etwas wechselt, mit einem kleineren aber dunkleren Kern als bei den grösseren Bläschen. Die Epithelzellen zeigen Ähnlichkeit mit dem Darmepithel. Sie besitzen einen eigentümlichen gestreiften Randsaum, der in der Niere als Bürstenbesatz bezeichnet wird. Diamare wirft die Frage auf, ob es sich in den von ihm beschriebenen Cysten eventuell um Rudimente des verschwundenen Ausführanges der Leber handeln könnte?

In Schnitten von *Petromyzon Planeri*, jedoch hier nicht an Serienschnitten konnte Diamare Durchschnitte analoger Cysten sehen.

Aus den Schilderungen von Giacomini und Diamare ergibt sich also, dass wir es im Pankreas der Petromyzonten mit dreierlei Elementen zu thun haben.

1. Tubuli mit typischem Pankreasepithel;
2. Höhlen, Blasen mit hohem cylindrischem Epithel
(intertubuläre Zellhaufen, Giacomini);
3. Epitheliale Cysten
(Rudimente des Gallenganges? Diamare).

Bei sorgfältiger Prüfung der Angaben beider Autoren kann ich mich jedoch des Eindrucks nicht entschliessen, dass die Deutung der Höhlen (Blasen) Giacominis als intertubuläre Zellhaufen auf schwachen Füßen steht. Weniger wichtig erscheint mir dabei die Frage, ob es sich thatsächlich um Bläschen handelt, wie Giacomini an verschiedenen Stellen seiner Arbeit annimmt, oder vielleicht, wenigstens zum Teil, auch um Schläuche, was an Serienschnitten durch Rekonstruktion nachzuweisen bleibt. Gegen die Deutung „intertubuläre Zellhaufen“ scheint mir dagegen entschieden der Umstand zu sprechen, dass es sich in den fraglichen Gebilden um Blasen handelt, welche ein hohes cylindrisches Epithel besitzen. Diese Form und diesen Bau zeigen die intertubulären Zellhaufen bei anderen Wirbeltieren doch gewöhnlich nicht. Die Zellen wurden von Giacomini für Zellen intertubulärer Zellhaufen ausserordentlich gross und deutlich dargestellt, sodass sie fast Ausführungszellen ähnlich aussehen. Wo bleiben, so müssen wir fragen, denn überhaupt die Ausführgänge der rudimentär gewordenen Drüse? Erhalten sich von diesen bei Petromyzonten gar keine Reste?

Wenn wir dies alles ins Auge fassen, so drängt sich doch der Gedanke geradezu auf, dass die Höhlen Giacominis nicht „intertubuläre Zellhaufen“, sondern die Reste des rückgebildeten Ausführungsystems des Pankreas sind. Mit dieser so einfach erscheinenden Lösung

dürfen wir uns aber auch nicht ohne weiteres zufrieden erklären und zwar aus folgendem Grunde.

Die Untersuchungen von W. Schulze (00) haben, wie unten dargelegt werden soll, gezeigt, dass bei Säugetieren nach Abbindung des Pankreasausführganges sich die Pankreasschläuche rasch zurückbilden und nur die intertubulären Zellhaufen erhalten bleiben. Wenden wir dies auf *Petromyzon* an, so müssen wir uns billig wundern, dass hier nach Verschluss des Ductus pancreaticus gerade umgekehrt nur die Pankreasschläuche erhalten bleiben, für die intertubulären Zellhaufen dagegen ein Äquivalent fehlen würde.

Diesen Zweifel verstärken noch die früheren Angaben von Brachet, dass das Pankreas von *Ammocoetes* überhaupt mehr den intertubulären Zellhaufen ähnele.

Sollte also am Ende gerade das, was Giacomini als Pankreasschläuche deutet, einem Äquivalent der intertubulären Zellhaufen entsprechen? Wollten wir diesem Gedanken Raum geben, so kämen wir zu einer von der oben angeführten wesentlich verschiedenen Deutung. Wir hätten dann bei *Petromyzon* zu verzeichnen:

1. Tubuli als Äquivalent der intertubulären Zellhaufen.
2. Höhlen, Blasen mit hohem cylindrischen Epithel (Reste des ursprünglichen Pankreasausführgangsystems).
3. Epitheliale Cysten, deren Deutung als Rudimente des Gallenganges (im Sinne Diamares) nichts entgegenstände.

Gegen diese Auffassung liesse sich einwenden, dass die intertubulären Zellhaufen bei höheren Vertebraten keine Tubuli sind. Doch wiegt dieser Einwand nicht schwer, da wir nicht sicher wissen, ob die ursprüngliche Form der intertubulären Zellhaufen (Urpankreas oder dessen gemeinschaftliche Vorstufe: Vorpankreas) nicht doch vielleicht tubulösem Baue nahe kam. Einwenden liesse sich gegen meine Aufstellung ferner, dass intertubuläre Zellhaufen bei Säugetieren und beim Menschen der Ausführgänge ermangeln, die Höhlen also nicht Reste der letzteren sein können. Dieser Einwand erledigt sich aber durch die neueren Funde, nach denen die intertubulären Zellhaufen bei niederen Wirbeltieren (Selachiern, ja auch Reptilien) in innigen Beziehungen zu Ausführgängen stehen.

Sehr wohl möglich erscheint es auch, dass die von Brachet beim *Ammocoetes* gesehenen kleinen gekörnten Zellen intertubulären Zellhaufen, die Schläuche beim erwachsenen *Petromyzon* (besonders auch *P. marinus*) hingegen den wahren Pankreasschläuchen entsprechen würden. Wir hätten es dann beim *Ammocoetes* mit einem Urpankreas

(wie bei Myxinoiden) zu thun, bei Petromyzon würde dagegen das bleibende Pankreas in die Erscheinung treten.

Alles in allem erwogen, erscheint mir heute nicht mit Sicherheit entschieden, wie wir das Pankreas der Petromyzonten aufzufassen haben, wie weit wir in ihm noch Reste des Urpankreas sehen müssen und wie weit es bereits die freilich hier wieder rudimentär gewordenen Anfänge des bleibenden Pankreas höherer Wirbeltiere darstellt. Diese Frage bedarf der Lösung.

Fast gelöst wird diese Frage denjenigen Forschern erscheinen, welche im Gegensatz zu mir die intertubulären Zellhaufen von den Pankreas-schläuchen nicht scharf trennen, sondern Übergangsformen zwischen beiden annehmen (sei es in der Phylogenie oder in der Ontogenie oder im individuellen Leben). Im Sinne dieser Forscher (ich nenne vor allem die hervorragenden Ausführungen von Laguesse) könnten die Pankreas-schläuche der Petromyzonten als Vorstufen sowohl für die Pankreas-schläuche wie für die intertubulären Zellhaufen der höheren Vertebraten aufgefasst werden. Diese Auffassung, so verlockend sie erscheinen mag, halte ich jedoch nicht für genügend begründet, um sie zu der meinigen zu machen. Ich möchte vielmehr zwischen intertubulären Zellhaufen und Pankreasschläuchen scharf trennen und genau festgesetzt wissen, wo letztere zuerst auftreten. Ich rufe daher zu neuer Arbeit am Pankreas der Petromyzonten auf. Dankbar erwies sich das Studium der Selachier und der Myxinoiden, aber das Petromyzontenpankreas wird uns vielleicht nicht weniger wichtige Aufschlüsse über die Vergangenheit des Vertebratenpankreas schenken.

Amphibien.

Das Amphibienpankreas hat durch Giannelli in den letzten Jahren eine gründliche Durcharbeitung erfahren und zwar mit an verschiedenen Orten (Giannelli [99 a, b, c]) niedergelegten (im 9. Bd. dieser Ergebnisse pag. 154 f. erst kurz und unvollständig nach dem Referat von Fusari erwähnten) Resultaten von weittragendster Bedeutung für das Verständnis des Pankreasbaues im allgemeinen und ganz besonders für unsere Auffassung vom Wesen und dem Herkommen der intertubulären Zellhaufen. Der wichtigste Schluss, den ich aus den Schilderungen Giannellis ziehen und hier voranstellen möchte, ist, dass dieselben den Beweis liefern, dass intertubuläre Zellhaufen keineswegs notwendig dort vorkommen müssen, wo sich Pankreasdrüenschläuche finden. Damit fallen alle Annahmen, nach welchen die Pankreasschläuche in bestimmten Funktions- oder Ernährungsstadien zu intertubulären Zellhaufen

werden müssen. Damit dass es sich herausgestellt hat, dass Pankreasschläuche ganz unabhängig von intertubulären Zellhaufen existieren und funktionieren können, sind wir unmittelbar vor die Erkenntnis gestellt, dass auch die intertubulären Zellhaufen ihrerseits unabhängig von den Pankreasschläuchen sind. Betrachten wir zunächst die Ergebnisse Giannelli im ganzen und zwar zuerst, soweit dieselben die Anordnung des Amphibienpankreas betreffen und im Anschluss daran jene Resultate, welche sich auf das Vorkommen der intertubulären Zellhaufen beziehen.

Giannelli (99 a und b) findet, dass bei Urodelen (*Triton cristatus* und *Triton taeniatus*), sich auf der konkaven Oberfläche der Leber, in cranio-kaudaler Richtung verlaufende, und von der Serosa hepatica bedeckte Segmente des Pankreas finden, deren secernierende Schläuche einerseits zu der Lebersubstanz, andererseits zum Peritoneum in intimer Beziehung stehen. Solche Pankreassegmente setzen sich kranialwärts fort mit dem kranialen Ende der Pankreasdrüsenmasse, auch sie in intimer Beziehung mit der Lebersubstanz, und ihre Ausführungsgänge münden in die Ausführungsgänge der Drüsensubstanz dieses Endes. Die erwähnten Pankreassegmente folgen den Zweigen der Pfortader, welche von vorn nach hinten auf der dorsalen Leberoberfläche verlaufen, aber sie folgen den Venenästen nicht, welche sich von diesen Zweigen ablösend, in die Lebersubstanz eintreten, um zur ventralen Leberfläche zu gelangen. Durch die besondere Lage, welche diese Pankreassegmente einnehmen und durch die besonderen Beziehungen, welche zur Leber und zur Serosa hepatica bestehen, hält Giannelli es für benötigt, um sie von der übrigen Pankreasmasse zu unterscheiden, diesen Segmenten den Namen „intrahepatisches Pankreas“ zu geben.

Dabei dürfen wir uns aber nicht verhehlen, dass weder die von mir bei *Proteus* vor Jahren beschriebenen Verhältnisse noch diejenigen, welche jetzt durch Giannelli bei Tritonen bekannt geworden sind, auch nur entfernt an jene Auflösung heranreichen, welche der unter dem Namen „intrahepatisches Pankreas“ bekannte Teil des Pankreas bei manchen Knochenfischen (vergl. mein Lehrbuch, III. Teil) erfährt.

Das intrahepatische Pankreas bei Tritonen enthält, wie Giannelli angibt, nirgends intertubuläre Zellhaufen.

Über das Verhalten zum Peritoneum macht Giannelli folgende Angabe: In keinem Punkt hat Laguesse (bei *Crenilabrus*) beobachtet, wie es Giannelli bei Tritonen beobachtete, dass die Lebersubstanz in Kontakt mit der Pankreassubstanz steht, er hat dagegen gefunden, dass jede der beiden Substanzen von einer eigenen peritonealen Serosa überkleidet wird, derart, dass zwischen ihnen stets ein von den beiden peri-

tonealen Serosen (der Serosa hepatica und pancreatica) begrenzter Raum besteht.

Giannelli (99 c) erinnert daran, dass sich bei Anuren und Urodelen das Pankreas aus zwei getrennten Anlagen (einer dorsalen und einer ventralen) entwickelt. Bei Anuren schwindet die dorsale Anlage, und das Sekret des ganzen Pankreas geht durch die ventrale Mündung zum Darm. Bei Urodelen erhalten sich dagegen die beiden Anlagen als getrennte Ausführungsgänge, sodass man, wenn man einem der beiden Gänge mit seinen Verzweigungen folgt, wohl den von der einen Anlage stammenden Teil des Pankreas von dem von der anderen Anlage stammenden trennen kann. Bei Anuren dagegen münden alle Pankreasausführungsgänge (12 bei *Rana esculenta*) in einen der Ductus hepatici, welche das Pankreas durchsetzen.

Bei Urodelen finden sich in dem Teile des Pankreas, welcher von der dorsalen Anlage stammt, unregelmässig und überall zerstreut intertubuläre Zellhaufen von wechselnder Grösse, während sich in dem von der ventralen Anlage stammenden Teil des Pankreas keine intertubulären Zellhaufen finden.

Auch bei Anuren ermangelt ein Teil des Pankreas der intertubulären Zellhaufen und entspricht topographisch dem Segment des Pankreas ohne intertubuläre Zellhaufen bei Urodelen. Daraus kann man schliessen, dass dieser Teil der Pankreassubstanz von der ventralen Anlage stammt.

Auch bei *Seps chalcides* fand Giannelli, dass die intertubulären Zellhaufen vom ersten Momente der Entwicklung innerhalb der Pankreassubstanz der dorsalen Anlage entstehen. Und alle diese Untersuchungen lassen auch verstehen, dass bei den höheren Vertebraten, einschliesslich den Menschen, bei denen der grösste Teil des Pankreas von der primitiven dorsalen Anlage stammt, die intertubulären Zellhaufen sich in der ganzen Ausdehnung des ganzen Pankreas finden.

Gegen den von mir aus den Ergebnissen Giannellis gewonnenen und an die Spitze dieses Kapitels gestellten Schluss, dass die intertubulären Zellhaufen ihrerseits ganz unabhängig von den Pankreasschläuchen seien, könnte eingewendet werden, dass dadurch, dass Pankreasschläuche ohne Zellhaufen existieren, nicht bewiesen sei, dass auch Zellhaufen ohne Pankreasschläuche existieren können. Da sich dieser Einwand, so wenig berechtigt er mir erscheint, doch heute noch nicht ganz entkräften lässt, so habe ich oben noch nicht gesagt, dass durch Giannellis Fund meine Annahme endgültig bewiesen werde, immerhin glaube ich, wie ich gethan habe, sagen zu dürfen, dass wir dadurch alle nunmehr

unmittelbar vor die Erkenntnis einer Thatsache gestellt sind, welche einigen, darunter mir, bereits bewiesen erscheint.

Nicht unerwähnt darf endlich bleiben, dass das Pankreas des Frosches durch Gaupp (01 b) eine eingehende makroskopische und mikroskopische Beschreibung unter Berücksichtigung der Ergebnisse der reichhaltigen einschlägigen Litteratur gefunden hat. Auch Gaupp rechnet die centroacinären Zellen dem System der Ausführungsgänge des Pankreas zu.

Reptilien.

In die im vorhergehenden bereits erwähnten Anschauungen von Laguesse können wir uns am besten einleben, wenn wir die Untersuchungen dieses Autors am Schlangenpankreas betrachten, und zwar kommt Laguesse (00) und besonders die ausführliche mit vortrefflichen Abbildungen versehene Arbeit von Laguesse (01 b) in Betracht.

Laguesse (00) findet die intertubulären Zellhaufen im Pankreas der Ophidier zahlreicher und grösser nahe dem vorderen Rand als in den zwei hinteren Dritteln des Organs. Bisweilen bilden sie den ganzen vorderen Rand oder wenigstens seine beiden Enden, seine beiden Hörner. Bisweilen ist die Spitze eines der Hörner abgetrennt und bildet ein kleines accessorisches Pankreas, welches jedoch mit dem Hauptpankreas durch seinen Gang verbunden bleibt. Diese accessorischen Pankrease können ausschliesslich aus massiven Strängen gebildet sein. Die Entwicklung giebt den Schlüssel für diese Anordnung. Der hintere Teil des Pankreas stammt von der ventralen Anlage und liefert anfangs keine intertubulären Zellhaufen. Die vordere Anlage stammt von der dorsalen Anlage und das Ende ihres Kanals (Ductus Santorini), ihrer Vegetationsachse, lässt nicht hohle Zweige sondern massive Bildungen entstehen. Dies sind die intertubulären Zellhaufen. Indem sich der Kanal verlängert, kann eine dieser Endmassen abgetrennt werden und ein accessorisches Pankreas bilden. — An das endokrine Gewebe des Schlangenpankreas treten die Ausführungsgänge heran. Am Berührungspunkt vermischen sich deren im allgemeinen noch prismatischen Elemente mit den aufgelösten endokrinen Zellen, welche oft nach Art der Belegzellen des Magens angeordnet sind. Wenn man den massiven Strang, der diesen Kanal fortsetzt, verfolgt, sieht man oft das Lumen eine gewisse Entfernung sich fortsetzen, verschwinden, dann an manchen Stellen in Spuren wieder auftreten oft in der Form von cystischen Erweiterungen. Mit einem Wort, stets, aber besonders in den endokrinen Teilen, bewahrt hier das Pankreas embryonale Charaktere und zeigt an gewissen Stellen wenig modifizierte primitive Pankreas-

schläuche. Dies ist besonders an den Übergangsstellen zwischen dem ausführenden System und den secernierenden (exo- oder endokrinen) Teilen. Hier finden auch Diamare und Oppel bei Selachiern endokrine Elemente.

Was die phylogenetische Entwicklung des Pankreas anlangt, so zeigen uns die Reptilien und besonders die Ophidier eine sehr deutliche und auskunftreiche Etappe. Die Differenzierung ist hier bedeutend weniger weit getrieben als bei den Säugetieren, und unter den geringsten funktionellen Einflüssen können sich die verschiedenen Epithelzellenarten, wie Laguesse meint, ineinander umbilden.

In einer ausführlichen Arbeit schildert Laguesse (01 b) eingehend unter Beigabe von Tafeln und Textfiguren den Bau des Pankreas bei einigen Schlangen (*Vipera aspis*, *Naja haje*, *Tropidonotus natrix*) unter besonderer Berücksichtigung der intertubulären Zellhaufen (endokrine Inseln). Die Befunde führen zu folgendem Schluss. Bei der Viper ist die Differenzierung der primären Höhlen in excernierende Kanäle und secernierende Gewebe, die Differenzierung der Elemente in Zellen der Kanäle (Epithel der Ausführungsgänge und centroacinäre Zellen), Zymozellen und endokrine Zellen (Zellen der intertubulären Zellhaufen), niemals so vollständig wie bei den höheren Wirbeltieren. Die Zweige des Drüsenbaums bewahren also immer embryonale Charaktere, welche sie den primären Pankreasschläuchen mit gemischtem Epithel nähern, wie sie von Laguesse beim Schaf beschrieben wurden. Die Teile der Drüse, welche ursprünglich aus verschiedenen Anlagen hervorgehen, zeigen verschiedene Tendenzen. Die Teile, welche aus der dorsalen Anlage hervorgehen, bleiben weniger differenziert. Umsomehr besitzen sie von Anfang an und bewahren sie während des ganzen Lebens eine ausgesprochene Tendenz sich zur endokrinen Thätigkeit zu spezialisieren.

Diese Trennung des Pankreas der Viper in zwei Drüsen, eine zum grössten Teil exokrin aber wechselnd, die andere endokrin von dauernder Art (oder fast), ist ausserordentlich interessant. Trotzdem betrachtet Laguesse das endokrine Gewebe im allgemeinen als wesentlich wechselnd, auch bei der Viper. Diese wesentlich wechselnden im ganzen Pankreas disseminierten Inseln sind sekundäre Inseln, entstanden aus Schläuchen (Acini) und bestimmt, wieder Schläuche zu bilden. Die bleibenden Inseln sind primäre Inseln nach der Art von denjenigen des Schafembryo. Entstanden direkt aus primitiven embryonalen Pankreasschläuchen und nicht aus „Acini“ haben sie folglich wenig Neigung, solche wiederzubilden. Aber beim Schaf atrophieren sie grösstenteils in

einem gewissen Entwicklungsstadium und werden eliminiert; bei der Viper neigen sie dazu, bis zum erwachsenen Alter zu persistieren.

Zusammenfassend findet Laguesse, dass das Studium der Viper sehr lehrreich ist. Hier findet sich ein Teil des Pankreas (distales Ende) welches, fast von seinem Erscheinen bis zum erwachsenen Alter, beinahe ausschliesslich von endokrinem Gewebe gebildet wird, dies zwingt zur Annahme des Bestehens von primitiven endokrinen Massen, primären Inseln, welche sich dauernd oder sehr lange erhalten. Und trotzdem hat Laguesse bisher bei keiner anderen Art besser den Wechsel von anderen Teilen dieses Gewebes (sekundäre Inseln) gesehen. Hier fand er die deutlichsten Übergänge von der Form des „Acinus“ zu der Form der massiven Insel und umgekehrt. Hier erscheinen die Drüsenelemente eminent plastisch, und lassen besonders deutlich folgende drei Formen annehmen: Schlauchzelle, Inselzelle, centroacinäre Zelle. Hier erscheinen Ausführungsgang, secernierende Höhle und lumenloser Strang der Inseln sehr deutlich bis zum Erwachsenen als drei Modalitäten einer und derselben Formation (des primitiven Pankreasschlauch), geblieben in einem weniger differenzierten mehr embryonalen Zustand, befähigt, sich ineinander umzubilden und verbunden durch Zwischenformen. Und doch erscheint hier besonders an gewissen Punkten aufs deutlichste die Gruppierung der endokrinen Elemente um Kapillaren, um eine neue Einheit zu bilden mit deutlichem Centrum: „l'acinus interverti“. Hier endlich sieht man das Material der internen Sekretion mit der grössten Leichtigkeit und es scheint, dass die Hypothese von dieser Sekretion definitiv angenommen werden muss.

Überblicken wir die Auffassung von Laguesse im Ganzen, so ergibt sich, dass dieselbe heute nur noch daran krankt, dass Laguesse unter Umständen Übergänge zwischen Tubulus und Zellhaufen annimmt und dass er demgemäss den Haufen vom Tubulus ableiten muss. Vielmehr sind die Haufen nach meiner Ansicht uralte Bildungen, welche nie Schläuche (Laguesse: Acinus) waren. Wäre es denn nicht möglich und eine Bejahung dieser Frage könnte eine allseitig befriedigende Lösung bringen, dass die Übergangsstufen von Laguesse nichts mit intertubulären Zellhaufen zu thun haben, sondern verschiedene Funktionsstadien von Schläuchen (Tubulus, Acinus) sind? Jedenfalls möchte ich an dem Grundgedanken festhalten, dass der intertubuläre Zellhaufen kein veränderter (anders wohin gerichteter, interverti) Schlauch, sondern etwas ursprüngliches ist und auch die interne Sekretion (genaueres über diese siehe unten im Kapitel: intertubuläre Zellhaufen) ist eine ursprüngliche Einrichtung, nicht eine Veränderung der externen Sekretion.

Weitere Untersuchungen von Orrù, Laguesse und Tribondeau am Reptilienpankreas (Saurier und Ophidier) beschäftigen sich besonders mit dem Vorkommen und der Entstehung von Bildungen im Pankreas, welche dem eigentlichen Pankreasgewebe fremd und als Milzgewebe aufzufassen sind. Auf die Frage nach der Entstehung der Milz habe ich hier nicht einzugehen, möchte jedoch nicht unterlassen auf die Arbeit von Piper (02) hinzuweisen, in der (pag. 64—84) diese Frage eine klare Darstellung gefunden hat.

Orrù (00 b) hat die Entwicklung der intertubulären Zellhaufen im Pankreas von *Gongylus ocellatus* untersucht und kommt zu folgendem Schluss. 1. Bei *Gongylus ocellatus* unterscheidet sich das dorsale Pankreas vom ventralen Pankreas durch eine grössere Festigkeit und durch die Anwesenheit von Zellgruppen, welche von der Milz abstammen. 2. Als intertubuläre Zellhaufen sind sowohl die von der Milz abstammenden Zellgruppen als die in Verbindung mit den Pankreasschläuchen stehenden epithelialen Gruppen zu betrachten. 3. Orrù glaubt, dass letzteren keine spezielle Funktion zukommt, dass sie vielmehr Funktionsstadien der Pankreaszellen darstellen; sie vermehren sich im Hungerzustande.

Es würden sich also bei *Gongylus ocellatus* nach Orrù zwei verschiedene Arten von intertubulären Zellhaufen finden, die einen von lymphoider Natur und von der Milz abstammend, diese liegen ausschliesslich im Milzteil des Pankreas; die anderen epithelialer Natur liegen vorzüglich im Leberteil und stehen in Verbindung mit den Pankreasschläuchen.

Die Deutung von Orrù, der Gewebe lymphoider Natur für intertubuläre Zellhaufen erklärt, lässt sich heute natürlich nicht mehr aufrecht erhalten, da wir jetzt wissen, dass die intertubulären Zellhaufen epithelialer Natur wie Abkunft sind. Dies soll jedoch das Vorhandensein der von Orrù gesehenen Bildungen keineswegs in Zweifel setzen und wir wenden uns zu den einschlägigen Darstellungen und Deutungen von Tribondeau und Laguesse.

Laguesse (00) findet wie Tribondeau (siehe unten) kleine accessorische Milzen im Pankreas eingeschlossen. Dies hindert jedoch nicht, dass die beiden Gewebe sehr verschieden bleiben.

Tribondeau (00) findet, dass bei der Viper die Milz in das Innere des Pankreas mehr oder weniger voluminöse Knospen treibt. Man findet nicht selten die Kontinuität durch einen dünnen Stiel, welcher diese intrapankreatischen accessorischen Milzen mit der Haupt-

milz verbindet. Meist verschwindet der Stiel. Die kleinen accessorischen Milzen liegen dann im massiven Pankreasgewebe.

Tribondeau (01) hat das Pankreas der Schlangen untersucht und bestätigt durchaus die Befunde, welche Laguesse bei *Vipera aspis* erhielt. Er findet analoge Thatsachen bei anderen Arten. Die intertubulären Zellhaufen finden sich bei allen untersuchten Arten von Vipern und sind besonders typisch bei *Vipera aspis*.

Ferner macht Tribondeau auf eine Eigentümlichkeit in dem Pankreas der Vipern aufmerksam. Bei *Vipera aspis* finden sich im Pankreas wahre Noduli. Bei *Vipera ammodytes* senkt sich konstant eine Milzknospe ins Innere des Pankreas ein und ist mit dem Rest der Milz nur durch einen dünnen Stiel verbunden. Bei *Vipera aspis* dagegen sind die Noduli nicht mehr in Verbindung mit der Milz. Tribondeau schliesst: Es besteht mit einem Wort bei den Schlangen ein wahrhaftes pancreato-splenisches Organ in welchem jedes der beiden es bildenden Elemente (Pankreas und Milz) direkt auf das andere wirken kann: das Pankreas, indem es gegen das Milzgewebe seine Produkte der inneren Sekretion abgibt, die Milz, indem sie den Pankreaszellen direkt die zu ihrer Sekretion nötigen Säfte und Fermente zuführt.

Laguesse bemerkt hierzu in der Diskussion, dass er nicht glaube, dass es sich dabei um eigentliche Noduli handle, sondern um kleine accessorische eingeschlossene Milzen.

Ich selbst muss gestehen, dass mir die von Tribondeau angenommene Wechselwirkung zwischen Milz und Pankreas durch direkte Abgabe von Säften und Fermenten nicht so recht wahrscheinlich erscheint. Ich möchte vielmehr in der Ineinanderschachtelung der einander nach meiner Ansicht ganz fremden Organe weiter nichts sehen, als eine Juxtaposition wie sie auch bei anderen Organen z. B. zwischen Leber und Pankreas bei vielen Fischen, namentlich manchen Knochenfischen (Durchwachsung) und manchen Amphibien besteht.

Vögel.

Paira-Mall (00) verdanken wir eine Untersuchung des Vogelpankreas. Die Bauchspeicheldrüse namentlich der körnerfressenden Vögel, welche ganz ähnliche histologische Veränderungen zeigt, wie nach den Untersuchungen von R. Heidenhain diejenige des Hundes, enthält nach L. Paira-Mall bei Hungertieren wenig proteolytisches und amylolytisches Ferment bzw. deren Vorstufen. Sie ladet sich erst, wenn die Arbeit des Magens beginnt, mit beiden Fermenten und giebt

dieselben wahrscheinlich erst in den späteren Stunden der Verdauung reichlicher ab.

Das Pankreas der Taube, welches Paira-Mall speziell untersucht hat, bezeichnet derselbe folgendermassen. Das Pankreas der Taube besteht aus ganz ähnlichen, aber viel kleineren Zellen als z. B. das des Hundes. Alle Zellen haben einen inneren mehr oder weniger färbbaren und einen äusseren sich besser färbenden mehr durchscheinenden Abschnitt. Häufig trifft man auf Bilder, welche ganz denjenigen gleichen, welche R. Heidenhain in seiner Figur 1 und 3 (Beiträge zur Kenntnis des Pankreas in Pflügers Archiv, Bd. 10, pag. 557) abbildet, d. h. die inneren Abschnitte der Zellen sind ausserordentlich gross und wenig gefärbt, die äusseren verhältnismässig klein und stark gefärbt. Dann wieder erhält man auch Bilder, in denen die inneren Zonen auf ein ganz kleines Ausmass zusammengeschrumpft sind oder nahezu verschwunden zu sein scheinen, ähnlich wie die Figur 4 in R. Heidenhains eben citierter Arbeit es zeigt. Schliesslich finden sich Mittelstufen. Die zweiten Formen mit den kleineren Innenzonen fanden sich mehr, aber keineswegs immer bei den Tauben, welche gefüttert worden waren. Am grössten waren die inneren Abschnitte der Zellen bei einer Hungertaube. Im übrigen sind diese Untersuchungen noch keineswegs als abgeschlossen zu betrachten. Intertubuläre Zellhaufen sind im Pankreas der Taube fast in jedem Schnitte bemerkbar. Ein Bild von Diamare (Studiî compar. sulle isole di Langerhans del Pankreas; Mem. 1. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. 1899, Bd. 16, H. 7—9, pag. 155—209), welches das Pankreas der Schildkröte darstellt, könnte man beinahe für ein Taubenpankreas halten.

Säugetiere und Mensch.

Alezais (98) verfolgt die Volumzunahme des Pankreas beim Meerschweinchen (von der Geburt bis zum ausgewachsenen Zustand) in ihren Beziehungen zur Körperoberfläche und dem Körpergewicht und findet, dass sich das Pankreas proportional zum Körpergewicht verhält.

Ottolenghi (01) kommt zu folgenden Resultaten: Werden kleine Stücke Pankreas, von Meerschweinchen zu Meerschweinchen, in andere Organe (Milz, Leber) oder in die Peritonealhöhle oder unter die Haut transplantiert, so verfällt der centrale Teil des transplantierten Stückes rasch der Nekrose, während ein schmaler peripherer Rand des Stückes lebend bleibt. In diesen Teil gehen fast alle Drüsenschläuche eine charakteristische Modifikation ein, welche im Erscheinen eines Drüsen-

lumens beruht, das sich später erweitert, und damit zur Bildung mikroskopischer unilokulärer und multilokulärer Cysten führt. In diesem Teil findet vom zweiten Tag an eine aktive Zellvermehrung durch Mitose statt, welche jedoch nicht zur Regeneration sondern zur Erweiterung der Höhlenwände führt. Auch die Ausführungsgänge bilden sich schliesslich zu Cysten um. — Die Langerhansschen Inseln endlich scheinen im transplantierten Stück einer raschen Nekrose zu verfallen, doch liessen sich entscheidende Resultate noch nicht erhalten.

Kantorowicz (99) hat sich hauptsächlich mit dem Pankreas des Pferdes beschäftigt, daneben einige Beobachtungen und Untersuchungen an dem des Rindes, Schafes, Hundes und der Katze angestellt. Er bezeichnet das Pankreas der Haussäugetiere als eine tubulöse Drüse. Die Parenchymzellen erscheinen beim Rind im allgemeinen mehr rund und kugelig als bei Pferd und Hund. Eine Membrana propria um die Drüsentubuli liess sich nicht nachweisen. Das Epithel in den grössten Ausführungsgängen des Pferdepankreas ist nicht einschichtig, sondern tritt mindestens in zweifacher Schicht auf. Die Drüsen in der Wand des Wirsungischen Ganges sind beim Pferde einfache meist tubulöse, manchmal auch mehr kugelige Drüsen, ausgekleidet von einem einschichtigen Cylinderepithel, dessen Zellen ungefähr $\frac{1}{3}$ niedriger sind, als die des Ductus Wirsungianus. Die Zellen dieser Drüsen produzieren Schleim (Färbereaktionen).

Laguesse (99 a) hat das Pankreas des Schafes nach der Golgischen Methode und anderen Verfahren untersucht. Die Nervenfasern, welche sich darstellen liessen, schienen ausserhalb der Membrana propria zu liegen. Der periacinöse Plexus verband sich ohne Demarkation mit dem perivaskulären Plexus. An mehreren Stellen erreichte er die intertubulären Zellhaufen, jedoch ohne in dieselben einzudringen. Die Imprägnation der feinen Ausführkanäle ergab analoge Bilder den von Ramon y Cajal und Claudio Sala, Erik Müller und Dogiel beschriebenen. Bezüglich der Divertikel, welche vom Lumen abgehen, um zwischen die Zellen einzudringen, oder der Radiärkanälchen von Langerhans bestätigen die Ergebnisse der Golgischen Methode in den Schnitten von Laguesse ebenso wie in denjenigen der oben erwähnten Autoren durchaus die Beschreibung von Langerhans, dagegen nicht diejenige von Saviotti und Giannuzzi (die Zellen umgebendes Netz). Die birnförmigen Räume von Langerhans überschreiten niemals die Körnerzone im Maximum ihrer Entwicklung. Sie scheinen Laguesse oft intracellulär zu liegen, doch erkannte Laguesse schon damals, dass für die Entscheidung dieser Frage die

Golgische Methode nicht hinreicht. Bisweilen imprägnieren sich auch die Zymogenkörnchen. Mit Färbungsmethoden liess sich nachweisen, dass die Radiärkanälchen, welche dann ganz so erscheinen, wie sie Langerhans beschrieben hat, bisweilen, wenn die Körnerzone schmal ist, diese überschreiten. Die von Mouret beim Hunde beschriebenen Sekretvakuolen in der Pankreaszelle konnte Laguesse beim Schaf bestätigen.

Stangl (01) untersuchte die Bauchspeicheldrüse des Menschen (Hingerichteter). Er erkennt, dass die centroacinären Zellen, wie dies jetzt allgemein angenommen ist, nicht zum secernierenden Parenchym, sondern zum Gangsystem gehören. Die intertubulären Zellhaufen zeigen, wenn sie nach der Altmannschen Methode behandelt werden, einen reichlichen Gehalt an Granulis, welche dichtgedrängt die Zelle erfüllen. Dies kennzeichnet sie als Zellen mit produktivem Stoffwechsel im Sinne Altmanns, was sie auch nach der Auffassung v. Ebners (in Koelliker) als Blutgefässdrüsen sind. Eingehender beschäftigt sich Stangl mit den Fetttropfen in der menschlichen Bauchspeicheldrüse, und es werden seine diesbezüglichen Resultate am Schlusse des folgenden Kapitels zur Darstellung kommen.

Bau und Thätigkeit der Pankreaszelle.

Mit dem Bau der Pankreaszelle im allgemeinen und deren Veränderungen während der Thätigkeit haben sich Arbeiten von Mathews, Tschassownikow und Laguesse beschäftigt. Mathews (99) hat die Pankreaszelle bei verschiedenen Wirbeltieren untersucht. Er findet, dass das Cytomitoplasma der Zellen in der Innenzone netzförmig (?) und in der Aussenzone fibrillär ist. Die Fibrillen der Aussenzone sind dicker und färben sich intensiver, als das Cytoplasma der Innenzone. Sie laufen parallel mit der Längsachse der Zelle. Die Fibrillen der Aussenzone entstehen im Chromatin und endigen im Cytoplasma der Innenzone. Die Fäden dringen nicht in den Kern ein. Sie anastomosieren nicht miteinander. Das Mitosoma (Neben Kern) wird gebildet durch Zusammenlagerung und Verflechtung von einem oder mehreren dieser Fäden; es ist also von cytoplasmatischem Ursprung. Parasitische Nebenkerne fanden sich auch. Die Fädensubstanz ist wahrscheinlich ein Nukleoalbumin. Zwischen den Körnchen der Innenzone konnten Unterschiede nicht aufgefunden werden, ausser dass die näher dem Lumen allgemein kleiner waren und sich leichter in Wasser und schwachen Säuren lösten, als die nahe dem Kern. Wenn die Pankreas-

zelle von der Ruhe zur Sekretion übergeht und vice versa, so finden sich nach Mathews folgende Veränderungen:

Veränderungen während der Sekretion: 1. Der Kern rückt von der Basis ins Centrum der Zelle. Sein Chromatin und die Nucleoli zeigen keine Veränderung. Seine Form ändert sich nicht, oder er wird runder und ein wenig grösser. 2. Die Innenzone nimmt an Grösse ab, infolge des Verschwindens der Körnchen und des retikulären Cytoplasmas. 3. Die Aussenzone und besonders die Filarsubstanz wächst bedeutend an Menge.

Veränderungen vom secernierenden Zustand zum Ruhezustand: diese verlaufen entgegengesetzt den ersteren: 1. Der Kern kehrt zu der Basis der Zelle zurück und wird etwas unregelmässig in Kontur und etwas kleiner. Chromatin und Nucleoli sind unverändert. 2. Das Cytoplasma der Innenzone nimmt jetzt die ganze Zelle ein, zuerst nahe dem Lumen erscheinend und allmählich sich in und durch die Aussenzone ausbreitend. Es endigt jetzt direkt in der Kernmembran. Körnchen füllen den grösseren Teil der Zelle, indem sie erst nahe dem Lumen erscheinen und allmählich näher und näher gegen den Kern fortschreiten, wie die Filarmasse verschwindet. 3. Genau nach Ende der Verdauung erscheint ein Mitosoma. 4. Die Fadensubstanz verschwindet zuerst nahe dem Lumen, entferntest vom Kern. Der Teil des Fadens nächst dem Kern erhält sich im allgemeinen. Das Kernende des Fadens degeneriert zuletzt.

Mathews kommt zu folgenden Resultaten: Die Zymogenkörnchen und das Cytoplasma der Innenzone entstehen als Umwandlungsprodukte der Fäden. Nucleoli und Chromatin des Kerns zeigen dagegen keine periodischen Veränderungen weder hinsichtlich ihrer Menge noch ihrer Färbereaktion. Schiefferdecker berichtet in Schwalbes Jahresbericht Bd. 6 Abt. 3, pag. 343 f. über die Arbeit von Tschassownikow (60) folgendermassen:

Tschassownikow kommt bei seinen Untersuchungen über den Bau und die funktionellen Veränderungen der Zellen im Pankreas zu folgenden Schlüssen: 1. Das Protoplasma der Zymogen enthaltenden Zellen besteht aus Fäserchen, welche in der äusseren Zone, indem sie sich verflechten und untereinander anastomosieren, einen dichten Filz bilden, das Spongioplasma, während es in der inneren Zone infolge der hier stattfindenden Einlagerung der Sekretkörnchen die Wände des protoplasmatischen Maschenwerks bildet. 2. Die Zymogen enthaltenden Zellen liefern alle Fermente, welche in die Zusammensetzung des pankreatischen Sekretes eingehen: Trypsin, ein Amylon auflösendes

und ein Fett auflösendes, oder sondern wenigstens in jedem Falle das Material ab, das zur Bildung dieser Fermente nötig ist. Sie secernieren auch während des Hungerzustandes, obgleich in erheblich geringerem Grade als während der Verdauungszeit. 3. Das Drüsensekret bildet sich indessen nicht in dem Körper der Pankreaszellen selbst, sondern entsteht in dem Lumen der Drüsenschläuche und der Ausführungsgänge aus den Zymogenkörnern, bei deren Absonderung aus den Zellen das Protoplasmagerüst dieser die Hauptrolle spielt, worauf die charakteristischen morphologischen Veränderungen desselben hindeuten. 4. Parallel mit der Absonderung der Zymogenkörnerchen geht die Bildung von neuen solchen, welche in den Höhlenräumen des protoplasmatischen Gerüsts der inneren Zellzonen entstehen und wie in den anderen Drüsen als das Endprodukt des Stoffwechsels aller Formbestandteile der Zellen erscheinen, unter Mitwirkung der in die letzteren eintretenden serösen Ernährungsflüssigkeit, wobei indessen weder das protoplasmatische Gerüst des Zellkörpers noch die Formbestandteile des Kerns sich in Zymogen umwandeln. 5. An dieser Bildung der Zymogenkörner nehmen die Nebkerne keinen Anteil; einige von diesen, die sogenannten aus den Kernen auswandernden Plasmosomen, sind zweifellos Kunstprodukte; alle übrigen, welche übrigens bei den Säugetieren sich kaum finden, erscheinen als der Ausdruck einer Degeneration des Zellkörpers und zum Teil auch des Kerns. In Verbindung mit den degenerativen Prozessen im Pankreas der Kaltblüter (Amphibien) findet sich eine karyokinetische Vermehrung der Zellelemente, welche bei den Pankreaszellen der Säuger nicht beobachtet wird. 6. Die Langerhansschen Inseln werden von Epithelzellen gebildet, welche aus den gewöhnlichen Zymogen enthaltenden hervorgehen. In Bezug auf die physiologische Bedeutung der Zellen in diesen Inseln kann man noch keine bestimmten Angaben machen, doch unterliegt es keinem Zweifel, dass sie nicht an der Bildung der Bestandteile des Pankreassekretes teilnehmen und nicht fähig sind, sich wieder in die gewöhnlichen Drüsenzellen umzuwandeln. 7. Als Anfänge der Ausführungsgänge dienen im Pankreas sekretorische Kanälchen, welche unter dem Bilde einfacher Spalten erscheinen, die an Präparaten zwischen den Zellwänden sichtbar sind, wo in ihnen das aus den Zellen ausgeschiedene Zymogen sich findet, welches jedoch aus den Zellen zum grössten Teil in das Lumen der Drüsenschläuche übertritt. 8. Was die centroacinären Zellen anlangt, so bilden sie niemals den inneren Belag der Drüsenschläuche, sie gehören dem Epithel der Schaltröhrchen an und werden nur mitunter in dem Lumen der Drüsenschläuche infolge der besonderen gegenseitigen Beziehung dieser letzteren zu den Ausführungsgängen beobachtet.

Endlich beschäftigt sich Laguesse mit der thätigen Pankreaszelle. Er stellt die Frage: wie entsteht das Zymogenkorn in der Pankreaszelle? Gewöhnlich nimmt man an, dass es rasch erscheint, sehr klein, aber mit seinen definitiven Reaktionen. Altmann indessen lässt das eosinophile, glänzende, Zymogenkorn aus einer matten, hämateinophilen Granulation hervorgehen. Für Galeotti entsteht es aus dem Kern, für Ogata aus dem Nebenkern, für Mouret aus präzymogenen Filamenten.

Laguesse (99 c) findet in der thätigen Zelle Reihen von Zymogenkörnern. In denselben Zellen finden sich Solgers und Garniers Basalfilamente. Oft varikös, enthalten dieselben matte Körner, bisweilen selbst Zymogenkörner. Endlich sind die freien hämateinophilen matten Körner in diesem Elemente sehr zahlreich und mit sehr kleinen Zymogenkörnchen gemischt. Laguesse schliesst aus diesen an Amphibien gemachten Beobachtungen und an anderen, deren Publikation er verspricht, dass das Zymogenkorn in den Basalfilamenten ausgearbeitet wird und dass ihm eine matte Granulation vorausgeht. Laguesse verspricht, anderwärts zu zeigen, dass für ihn die Basalfilamente selbst vom Nebenkern (*corpuscule paranucléaire*) abzustammen scheinen.

Laguesse (99 b) beschreibt Nebenkern im Pankreas von *Naja haje*. Der Nebenkern ist weder ein Parasit (wie Steinhaus wollte), noch dient er der Zellregeneration (wie Ogata und von Eecke wollten). Dagegen scheint eine konstante Beziehung zwischen der Phase der *Elaboration* und dem Vorhandensein zahlreicher Nebenkern zu bestehen. Um sich über die Rolle, welche die Nebenkern bei der Sekretion spielen, klar zu werden, untersuchte Laguesse die Basalfilamente und beschreibt letztere eingehend in der Submaxillaris des Menschen. Er findet auch Basalfilamente im Pankreas der Salamanderlarve, beim erwachsenen Salamander, bei Triton, Frosch und Blindschleiche und schildert dieselben genau. Sie scheinen den Namen präzymogene Filamente zu verdienen. Sie sind varikös, jede Varikosität enthält ein mattes hämateinophiles Körnchen. Es ist wahrscheinlich, dass sich die fast homogene Masse der Nebenkern in Basalfilamente trennt, welche im Protoplasma wachsen können und sich allmählich gegen den Gipfel leiten. In diesen Filamenten würden sich matte Körnchen individualisieren, von denen später jedes in ein sehr kleines glänzendes Zymogenkörnchen umgebildet wird, welches bestimmt ist, zu wachsen. Über den Ursprung des Nebenkern selbst beobachtet Laguesse noch einige Reserve. Er schien ihm zum Teil wenigstens aus dem Kern zu entstehen und Laguesse denkt, dass es sich dabei um ein von seinen Funktionen abgewichenenes

Centrosoma handeln könnte. Er wächst jedoch nur im Protoplasma und auf seine Kosten, sei es durch Hypertrophie oder indem er das ihn umgebende Protoplasma modifiziert. Wie dies auch sei, es scheint bei der Bildung in dem vollständig entwickelten Nebenkern auf eine Art von höherem Protoplasma (*protoplasme supérieur*, Prenant), Ergastoplasma (Garnier und Bouin) hinauszulaufen, welches sich in basale oder praezymogene Filamente auflöst und bestimmt ist, das Zymogen auszuarbeiten, wie der Leucit oder Trophoblast der Pflanzenzelle das Stärkekorn ausarbeitet.

Nach Laguesse (01a) wird in der Pankreaszelle vom Salamander der Nebenkern von allen Elementen des Kernes gebildet, ein Nucleolus ist eingeschlossen und scheint den Hauptteil zu bilden. Doch verschmelzen alle Substanzen des Kernes und modifizieren sich, um eine neue Substanz zu bilden, mit besonderen Reaktionen, welche Laguesse eingehend schildert. In einem gegebenen Moment verschwindet der Nebenkern, und an seiner Stelle bilden sich in dem homogen aussehenden Protoplasma jene Bildungen, welche unter den Namen Granulationen, prozymogene Stäbchen oder Fäden (Altmann, Solger), Basalfilamente (Solger), Ergastoplasma (Garnier, Bouin), Vermicula bekannt sind. Von da an sieht man sie Züge bilden, welche sich gegen die apikale Zone zu erheben. Zur Darstellung seiner Vermicula empfiehlt Laguesse das von Michaëlis (siehe diese Ergebnisse Bd. 9, pag. 108 f.) eingeführte Safraninazodimethylanilin. Die Vermicula sind oft varikös, jede Varikosität bildet eine glanzlose stärker färbbare Granulation. Wie Altmann und Mouret schon lange sagen, wären die Filamente also Prozymogen, das glänzende (safraninophile und fuchsinophile) Zymogenkörnchen würde sich allmählich innerhalb der glanzlosen (hämagineophilen) Granulation bilden, wie der Nucleolus in der Masse des centralen Nucleins.

Dies ist ein übrigens in der Zelle ziemlich allgemeiner Prozess. Die Ausarbeitung des Profermentes, bedingt durch das Zusammenwirken von Cytoplasma und Kern, würde eine sehr komplizierte Erscheinung darstellen, welche übrigens die Kompliziertheit der ausgearbeiteten Substanz rechtfertigt.

Fett in Pankreaszellen. Im folgenden sind einige Resultate zu erwähnen, welche sich bei Untersuchung des Vorkommens von Fett in Drüsenzellen ergeben haben. Allerdings diente das Pankreas nicht ausschliesslich aber doch der Mehrzahl der Untersucher als hauptsächliches Untersuchungsobjekt. Indem ich auf die älteren Darstellungen des Gegenstandes im 10. Bande dieser Ergebnisse, pag. 242, und auf die

in meinem Lehrbuch (III. Teil) eingestreuten Notizen verweise, beginne ich mit der einleitenden Darstellung von Nikolaides (99).

Vor einigen Jahren teilte Nikolaides (R. Nikolaides: Über Fettgranula in den Pylorusdrüsen des Magens und in den Brunnerschen Drüsen. Centralbl. f. Physiol., 1895, Heft 7) aus Untersuchungen von Savas mit, dass sich während des Hungers eine grosse Menge Fettgranula in den Pylorusdrüsen des Magens und in den Brunnerschen Drüsen finden. Die Fettgranula liegen immer in zwei Reihen, eine Reihe nimmt den Teil der Zelle ein, welcher gegen die Membrana propria der Drüse gewendet ist, eine andere Reihe findet sich in demjenigen Teile der Zelle, welcher gegen das Lumen des Acinus zieht.

Nun konstatierte Nikolaides (99) viele kleine und grosse Fettgranula während des Hungers in den Leberzellen, in den Zellen der Gallengänge, im Pankreas, in der Glandula submaxillaris (hier in den Randzellen, während die Schleinzellen fast ganz frei von Fettkörnchen sind), in den Pylorusdrüsen, in den Brunnerschen Drüsen, in den Belegzellen der Fundusdrüsen, weniger in den Hauptzellen. Diese Beobachtungen wurden an Hunden (2.—30. Hungertag) gemacht.

Nikolaides ist der Meinung, dass das Fett, welches in den Drüsen vorkommt, nicht aus dem subcutanen Gewebe in die Drüse wandert, sondern in den Drüsen selbst produziert wird durch Verwandlung des Eiweisses des Protoplasmas in Fett und aus den Drüsen ebenso wie aus dem subcutanen Gewebe in die Organe wandert, in welchen die Lebensprozesse sich abspielen.

Während des Hungers zerstören die Drüsenzellen, welche geringe oder keine Funktion haben, ihren Körper, indem sie Eiweiss in Fett verwandeln, welches nachträglich aus den Drüsen, wie das Fett aus dem Panniculus adiposus, in die Organe wandert, welche dessen bedürfen.

Ähnliche Beobachtungen hat Erwin Voit (Kalk betreffend) an unthätigen Knochen bei Fütterung mit kalkarmem Futter gemacht. Brustbein und Schädel werden spröde, sogar durchlöchert.

Sata (00) untersuchte das Vorkommen von Fett in der Haut und in einigen Drüsen, den sog. Eiweissdrüsen beim Menschen (1—2%ige Osmiumsäure-Lösung 4—24 Stunden zur sekundären Osmierung der Schnitte bei durch Flemmingsche Lösung fixierten Präparaten). Sata findet Fett auch in den Speicheldrüsen, der Parotis und in der Glandula submaxillaris und im Pankreas. In der Submaxillaris fanden sich Fettkörnchen nur reichlich in den Eiweissdrüsenzellen, während diese Körnchen in den Schleimdrüsenzellen gar nicht oder nur spärlich vorhanden waren. Bei Satas Befund waren die Fettkörnchen als gröbere Kügelchen überall

im Zellprotoplasma verteilt. Sata bemerkt als auffallend, dass sich Fett so regelmässig in den Drüsenarten findet, welche man Eiweissdrüsen nennt.

Durch Sudan III stellt sich, wie Sata in einem Nachtrag bemerkt, das Fett in den Drüsenzellen als viel kleinere Körnchen und oft auch in geringerer Menge dar, als durch Osmiumsäure. Es ist daher möglich, dass letztere unter Umständen ausser dem Fett noch andere Bestandteile, vielleicht modifiziertes Eiweiss schwärzt.

Auffallend ist nach Stangl (01) der Reichtum der menschlichen Bauchspeicheldrüse an Fetttropfen in den verschiedenen Zellarten der Drüse. In der Aussenzone der Drüsenzellen erreichen die mitunter rosettenförmig aussehenden Tropfen zuweilen die Grösse von roten Blutkörperchen. In der Innenzone sind sie spärlich, an Grösse ungefähr den Zymogenkörnern gleich, regelmässig kreisrund. In den intertubulären Zellhaufen haben sie Ringform, sind ziemlich reichlich, differieren an Grösse untereinander nur wenig. In den centroacinären Zellen und den Epithelien der Ausführungsgänge sind sie klein und spärlich, aber doch fast in jeder Zelle vorhanden.

Auf das Vorkommen von Fett in den intertubulären Zellhaufen hat Dogiel 1893 hingewiesen, den die Menge des Fettes in diesen Haufen damals zur Ansicht brachte, dass diese Haufen sozusagen die toten Punkte der Drüse sind, die einer vollständigen regressiven Metamorphose anheimfallen. Ferner kennt Stangl auch die oben erwähnten Arbeiten von Sata und Nikolaides, welche er im Auszug wiedergibt.

Stangl (01) untersuchte folgende Fragen;

1. handelt es sich bei den vorgefundenen Osmiumkörnern wirklich um Fett;

2. ist dasselbe immer gleichmässig vorhanden, oder verändert es sich seiner Quantität nach in den verschiedenen Altersperioden;

3. wird dasselbe durch physiologische oder pathologische Prozesse beeinflusst.

Stangl kommt auf Grund der von ihm angestellten Reaktionen zum Resultat, dass diese Tropfen aus Fettsäurederivaten bestehen.

Zur Beantwortung der zweiten Frage teilt Stangl mit, dass das Fett in den Drüsenzellen in der zweiten Hälfte der embryonalen Entwicklungsperiode in Form sehr kleiner spärlicher Tröpfchen auftritt, deren Zahl sich nach der Geburt rasch vermehrt und die auch an Grösse zunehmen, wobei die kleineren, im Inneren, die grösseren in der Aussenzone der Zelle liegen. In den intertubulären Zellhaufen findet man die Fetttropfen zuerst als sehr kleine Körnchen, am Ende des ersten

Lebensjahres. Im dritten Jahre sind solche Körnchen auch in den centroacinären Zellen und in den Epithelien der Ausführungsgänge. Später wachsen sowohl die Körnchen der Drüsenzellen wie die der intertubulären Zellhaufen an Grösse und Zahl, wobei erstere vielfach in Gruppen beisammen liegen und auch konfluieren, letztere Ringform annehmen, welche im 20. Lebensjahre schon fast bei allen in den intertubulären Zellhaufen zu sehen ist. Bis zum 20. Lebensjahre scheint die Zunahme der Fetttropfen sowohl in Drüsenzellen, als intertubulären Zellhaufen eine raschere zu sein, als im späteren Leben. Die Fetttropfen der Drüsenzellen erreichen im höheren Alter oft die Grösse roter Blutkörperchen, ihre Form wird unregelmässig, stets aber sind auch ganz kleine vorhanden, welche im Inneren der Zelle zwischen den Zymogenkörnchen zu finden sind. Die Fetttropfen in den intertubulären Zellhaufen nehmen zwar, nachdem sie Ringform angenommen haben, an Zahl noch zu, doch sind erhebliche Grössenunterschiede auch im späteren Alter nicht an ihnen zu bemerken.

Ein direkter Zusammenhang zwischen den Fetttropfen und der Sekretion besteht, wie Stangl durch Versuche nachweist, nicht. Aus den Unterschieden, welche das Vorkommen von Fetttropfen in den verschiedenen Zellarten zeigt, lässt sich schliessen, dass die intertubulären Zellhaufen Gebilde sui generis sind und wenigstens nach der ersten Hälfte der embryonalen Entwicklung sich nicht in Drüsenzellen umwandeln, noch diese zu intertubulären Zellhaufen werden können. Denn während man Fett in den Drüsenzellen schon sehr früh findet, treten in den intertubulären Zellhaufen die Fetttröpfchen erst am Ende des ersten Lebensjahres auf und zeigen auch später eine andere Beschaffenheit, da die Ringgranula, auch wenn man sie als Extraktionsartefakte ansieht, zum mindesten auf eine andere Anordnung des Fettes, als in den soliden Körnern schliessen lassen. Ferner sind die fuchsinophilen Granula in den Drüsenzellen beim Menschen grösser, als die Granula der Haufen und zeigen auch eine andere Tinktion.

Die Unrichtigkeit der Dogielschen Hypothese ergibt sich daraus, dass die Zellhaufen des Embryos wie des neugeborenen Kindes von Fetttropfen frei sind.

In den Fetttropfen der Pankreaszelle handelt es sich um normale Produkte des Stoffwechsels der Zelle, von denen wahrscheinlich erst das Uebermass, wie es im hohen Alter in den grossen, zahlreichen Fetttropfen zur Erscheinung kommt, als Ausdruck einer gesunkenen vitalen Energie der Zelle aufzufassen ist.

In einem Punkte tritt demnach Stangl in direkten Widerspruch zu den Anschauungen von Laguesse, welche den Lesern dieser Ergebnisse (Bd. 10, pag. 242 f.) bereits bekannt sind. Während nämlich Stangl erklärt, dass ein direkter Zusammenhang zwischen den Fetttropfen und der Sekretion nicht bestehe, ist Laguesse der Ansicht, dass das Fett im Pankreas um so reichlicher ist, je weiter man sich von der Periode der Sekretionsthätigkeit entfernt. Sollte sich dieser Widerspruch zwischen den beiden Beobachtern lediglich aus dem verschiedenen Tiermaterial (Laguesse untersuchte Amphibien und Reptilien) erklären lassen, oder sollte man nicht doch eher annehmen dürfen, dass sich einer der beiden Forscher getäuscht hat?

Intertubuläre Zellhaufen.

Die intertubulären Zellhaufen (Langerhanssche Inseln) des Pankreas haben den Gegenstand eingehender Besprechung im 9. Bande dieser Ergebnisse pag. 141 ff. gebildet. Dort habe ich das weitverbreitete Vorkommen der intertubulären Zellhaufen auch bei niederen Wirbeltieren geschildert und dann die verschiedenen Anschauungen zusammengestellt, welche sich verschiedene Forscher über die Bedeutung dieser Haufen im Laufe der Jahre gebildet haben. Ich habe dort 18 solche Anschauungen, zum Teil recht divergenter Natur, aufgezählt. Schon dort konnte ich auf Grund eigener Untersuchungen wie des Zeugnisses anderer Autoren eine Reihe von diesen 18 Anschauungen als überholt und gänzlich unhaltbar direkt von der Hand weisen. Inzwischen haben sich die Vorstellungen weiter geklärt, es bestehen nicht mehr so viele Differenzen wie früher und zum Ausgleich auch dieser ist der Weg bereits gebahnt. Über die schliesslich wichtigste Frage, welche Funktion den intertubulären Zellhaufen der heute lebenden Wirbeltiere und des Menschen zukommt, ist jedoch, wie bereits oben erwähnt wurde, die Entscheidung noch nicht gefallen, und ich halte es für am besten, wenn wir dies offen bekennen.

Vielleicht ist es vorteilhaft, zunächst einmal von den bestehenden Differenzen zu schweigen und solche Punkte zusammenzustellen, über die wohl bei allen oder wenigstens der Mehrzahl der Forscher, welche sich in den letzten Jahren mit den intertubulären Zellhaufen beschäftigt haben, Einigkeit besteht. Was wir wissen, ist etwa folgendes:

1. Die intertubulären Zellhaufen sind epithelialer Natur,
2. sie sind aus der ursprünglichen epithelialen Pankreasanlage hervorgegangen,
3. sie sind bei allen Wirbeltieren zu finden,

4. sie sind nicht in allen Teilen des Pankreas, aber vorwiegend in den aus der dorsalen Pankreasanlage hervorgegangenen Teilen des Pankreas vorhanden,
5. sie sind aus Drüsenzellen zusammengesetzt,
6. und zwar sind diese nicht um ein eigenes Drüsenlumen gruppiert,
7. es sind also Drüsenzellen von eigener Art, nicht vom Typus der Speicheldrüsenzellen der Wirbeltiere,
8. die Haufen stehen bei niederen Wirbeltieren, z. B. Selachiern und auch manchen Reptilien mit Ausführungsgängen in Verbindung, bei höheren Wirbeltieren und beim Menschen aber nicht,
9. ihr Sekret kann also zum mindesten bei den letzteren nicht in den Darm abfließen, sondern wohl nur in den umgebenden Raum (Körperflüssigkeit, Lymphraum),
10. ihre reiche Versorgung mit Blutgefäßen kann mit ihrer sekretorischen Thätigkeit in Verbindung gebracht werden, sei es, dass diese Blutgefäße Stoffe liefern oder wegführen, alles natürlich unter Vermittelung der dazwischengelagerten Lymphe.

Ich denke, dass mit diesen Punkten ein Organ gezeichnet ist, dessen Bau klar ausspricht, dass wir es mit einer Drüse zu thun haben.

Da jedoch die Zellen dieser Drüsen nicht wie in den Speicheldrüsen um ein Lumen gruppiert sind, so kann auch der Sekretionsvorgang dem der Speicheldrüsen nicht ganz gleich sein und man hat sich gewöhnt, für die intertubulären Zellhaufen von interner Sekretion zu sprechen und diese der externen Sekretion der Pankreasdrüsen-schläuche und anderer Speicheldrüsen gegenüber zu stellen. Wir haben uns daher mit dem Begriff „interne Sekretion“ zu beschäftigen, und ich schlage vor, zu diesem Zwecke die Ausführungen von A. Kohn zu verfolgen.

Um gegen gewisse Verirrungen einer kritiklosen Anwendung der Organtherapie eine kritische Handhabe zu gewinnen, machte A. Kohn (100) den hoch zu schätzenden Versuch über den „Begriff der internen Sekretion“ Klarheit zu schaffen. Als „Sekretion“ bezeichnet Kohn „die Bereitung und Austossung gewisser Stoffe, zu denen das Rohmaterial dem strömenden Blute entnommen wird, durch bestimmte, für diese Thätigkeit besonders differenzierte Zellen, die sekretorischen Zellen“. Die Sekretion stellt einen höheren spezialisierten Grad der allgemeinen stofflichen Verarbeitung dar, und es erscheint zweckmässig, die Sekretion vom allgemeinen Stoffwechsel zu trennen. Während bei der gewöhnlichen Sekretion die Produkte derselben in ein Ausführungssystem abgeliefert werden, illustriert Kohn den Vorgang der internen Sekretion folgendermassen.

Denkt man sich das ausführende System verlegt, so wird die Drüsenzelle (z. B. die Leberzelle) ihre frühere Thätigkeit zunächst fortsetzen; aber der grössere Widerstand wird es ihr unmöglich machen, die Sekretionsprodukte in die Ausführgänge abzugeben. Sie gelangen vielmehr in das Blutgefässsystem, und dieses führt nun Galle. Diese Abgabe der Sekretionsprodukte an die Blutgefässe — direkt oder durch die Lymphgefässe — soll also den Vorgang illustrieren, den man als innere Sekretion bezeichnet.

Nach meiner Ansicht thun wir dagegen gut, den von Kohn beschriebenen Fall recht scharf von der internen Sekretion zu trennen. Vielmehr handelt es sich in dem von Kohn als Beispiel herangezogenen Falle der Verlegung des Gallenganges in der Leber (und Kohn weiss dies, wie die folgenden Sätze desselben zeigen, recht wohl) nur darum, dass die Produkte gewöhnlicher, also externer Sekretion unter Umständen in den Kreislauf gelangen können. Etwas ganz anderes dagegen hat Claude Bernard, der Entdecker der internen Sekretion unter letzterer verstanden, wie dies Kohn in klarer Weise folgendermassen darstellt: „Claude Bernard wurde zu der Annahme einer *sécrétion interne* geführt durch die Beobachtung, dass die Leber nicht nur Galle abscheide in die Gallenwege hinein, sondern auch das Organ der Glykogen-Sekretion sei, deren Produkte in das Blut gelangen. Er fand also, dass eine Drüse neben der bisher bekannten Sekretion im gewöhnlichen Sinne, deren Stoffe eine lokale Wirksamkeit an ihrem Bestimmungsorte entfalten, noch eine besondere, innere Sekretion besitzen kann, deren Produkte in den Kreislauf abgegeben werden und so ihren Einfluss auf den Gesamtorganismus oder auf irgend ein bestimmtes Organ desselben ausüben können. Diesen Vorgang, dass sekretorische Zellen die Produkte ihrer spezifischen Thätigkeit in den Kreislauf abgeben, bezeichnete er als innere Sekretion.“

„Nach neueren Untersuchungen ist auch dem Pankreas eine zweifache Sekretion zuzuschreiben. Ausser dem durch seinen Ausführgang in den Darm abgeführten Sekrete giebt es auf dem Wege der inneren Sekretion ein glykolytisches Ferment in den Kreislauf ab. Und nicht der Wegfall seiner durch die Ausführungsgänge gelieferten Sekretionsprodukte, sondern der Ausfall der inneren Sekretion bedingt das bedeutungsvollste Symptom nach Pankreasausschaltung -- die Glykosurie.“

Es scheint mir (Oppel) demnach ganz falsch für manche Drüsen (Schilddrüse) und drüsenartige Gebilde (Epithelkörperchen, Hypophysis, Nebenniere, intertubuläre Zellhaufen), die einen besonderen Ausführgang nicht besitzen, eine interne Sekretion in dem Sinne anzunehmen, dass

diese Drüsen, dieselben Stoffe die sie nach aussen abgeben würden, wenn sie Ausführungsgänge hätten, nun eben nach innen in den Kreislauf abgeben. Wäre die letztere Auffassung richtig, so müssten wir allerdings mit Laguesse annehmen, dass die interne Sekretion der intertubulären Zellhaufen mit einem Wechsel der Polarität einhergehe, dass die Zellen des Haufens in dem Sinne einfach veränderte Schlauchzellen seien, dass dieselben anderswohin gerichtet (invertiert) seien, also gewissermaßen umgekehrte Drüsenzellen (Wechsel der Polarität) wären. Das ist aber bei interner Sekretion durchaus nicht der Fall. Die interne Sekretion ist nicht eine invertierte externe Sekretion sondern ein besonderer Sekretionsvorgang eigener Art der neben der externen Sekretion bestehen kann (Claude Bernard, Oppel). Wäre nämlich die interne Sekretion einfach die gewöhnliche statt nach aussen nun nach innen (in Beziehung zum Organismus) sich kehrende Sekretionsthätigkeit der Zelle, so dürfte die interne Sekretion nicht andere Stoffe liefern als die externe. Die interne Sekretion von Pankreas und Leber würde dann einfach Abgabe von Pankreassaft und Galle ins Blut sein, und diese Vorstellung entspricht doch gar nicht derjenigen, welche man sich allgemein von interner Sekretion macht. Da diese Vorstellung sich hier als unrichtig erweist, so dürfen wir sie auch auf die obengenannten Drüsenformen (Schilddrüse, Hypophyse etc.) nicht anwenden, vielmehr müssen wir annehmen, dass diese Drüsen, wenn sie extern secernieren würden, ganz andere Stoffe liefern würden, als ihre interne Sekretion dem Körper zuführt.

Wir haben uns also vorzustellen, dass bei Drüsenzellen eine Sekretion an der Oberfläche (externe Sekretion) und an ihrer Basis (interne Sekretion) als zwei verschiedene Vorgänge gleichzeitig denkbar sind und dass die eine oder andere dieser beiden Sekretionsarten prävalieren kann, ohne dass dabei irgend eine Umkehrung der Polarität stattfindet, ja ohne dass dabei überhaupt etwas qualitativ neues hinzukommt.

Obwohl wir also nicht wissen, welche Stoffe die intertubulären Zellhaufen des Pankreas liefern, so ist es doch gelungen, dieselben in der Gruppe der Drüsen unterzubringen und zwar jener eigenartigen Drüsenzellen bei denen die Sekretion an der Oberfläche (in ein Drüsenlumen) quantitativ auf Null steht (sei dies ein ursprüngliches Verhalten oder eine Reduktionserscheinung), während jene Thätigkeit, welche wir interne Sekretion benennen, entwickelt und offenbar für den Organismus bedeutungsvoll ist.

Es bleibt mir nun darzuthun, wie die Forscher, welche in den letzten Jahren über das Pankreas gearbeitet haben, sich zu dieser Lehre stellen und welche Beweise, für und gegen, neuerdings vorgebracht wurden.

Zunächst hören wir Giannelli, einen Gegner der Lehre von der „internen Sekretion“. Giannelli macht geltend, dass die intertubulären Zellhaufen rudimentäre Drüsenteile seien. Giannelli beachtet aber nicht, dass dadurch die „interne Sekretion“ keineswegs ausgeschlossen ist. Es kann sich ja bei diesem Rudimentärwerden die „externe Sekretion“ verloren und dabei gerade die „interne Sekretion“ an Bedeutung gewonnen haben.

Giannelli (99 d), sich auf einen Aufsatz von Diamare beziehend, bekämpft dessen Hypothese, nach der die den intertubulären Zellhaufen des Pankreas bildenden Zellen einer internen Sekretion dienen würden und bestätigt, sich auf einige Eigentümlichkeiten des Baues des Pankreas bei niederen Vertebraten stützend, die von Giannelli früher aufgestellte Hypothese, dass nämlich diese Haufen nicht funktionierende Teile der nicht differenzierten Pankreasdrüse sind, wahrscheinlich homolog den Organen, welche entwickelt sind und funktionieren bei niederen Vertebraten und daher als rudimentäre Organe betrachtet werden müssen. Diese seine Anschauung bringt Giannelli (00 b) in einer weiteren Arbeit zur ausführlichen Darstellung.

Endlich demonstrierte Giannelli (00 a) Präparate über intertubuläre Zellhaufen bei Säugetieren und zeigt, dass in denselben Sekretionskörnchen fehlen. Er schliesst daraus, dass es sich nicht um interne Sekretion handeln könne. Er nimmt an, dass die intertubulären Zellhaufen einen Drüsenteil darstellen, welcher nicht in secernierende Substanz differenziert ist und daher nicht funktioniert. Er bleibt dabei, dass es sich in den intertubulären Zellhaufen um rudimentäre Organe handle, welche bei niederen Vertebraten (Elasmobranchier, Cyklostomen) funktionieren.

Gentes (01) giebt eine Beschreibung der intertubulären Zellhaufen des Pankreas bei der grauen Maus, dem Meerschweinchen, der weissen Ratte, dem Kaninchen, dem Hund, der Katze, dem Rind, dem Schaf, dem Schwein, dem Menschen und kommt zu folgenden Resultaten: Die intertubulären Zellhaufen finden sich bei allen von Gentes untersuchten Säugetieren. Sie zeigen bei allen diesen gemeinsame Eigenschaften, aber auch einige verschiedene Eigenschaften. Bei einzelnen Individuen und besonders beim Menschen, persistieren die Zellhaufen mit einigen Modifikationen während des ganzen Lebens, sie verschwinden selbst im höchsten

Greisenalter nicht. Ihre Bedeutung war lange dunkel: Gentes verwirft die Ansicht, dass es sich dabei um lymphoides Gewebe handelt, ebenso diejenige, welche sie als tote Punkte der Pankreasdrüse betrachtet. Es scheint Gentes, dass man sich der Annahme von endocrinen Inseln von Laguesse anschliessen muss. Allen dafür gegebenen Gründen fügt Gentes die Verletzungen der Inseln in Fällen von Insufficienz der internen Sekretion des Pankreas im Diabetes bei.

Mayr, J. (00) hat die Blutgefässe der intertubulären Zellhaufen im Pankreas des Hundes an Injektionspräparaten untersucht. Ein (manchmal zwei, selten mehr) dickeres Gefässstämmchen windet sich nach seinem Eintritt in den Zellhaufen knäuelartig auf und giebt zugleich seine kapillaren Gefässe ab, welche den Knäuel in verschiedener Richtung, manchmal in förmlich radiärer Anordnung verlassen. Bemerkt sei, dass nicht jedes Gefässchen vor seinem Übergang in Kapillaren solche Knäuel bildet, wenngleich eine eigenartige Schlängelung auch hier auffällt. An den Stellen starker Knickung im Knäuel zeigt das Gefässchen oft eine knotige Verdickung, die wohl durch den Druck des Leimes, vielleicht auch unter physiologischen Verhältnissen durch den Druck des Blutes erzeugt wurde. Die in das Gebiet der Physiologie gehörige Frage, ob wir in dieser eigentümlichen Gefässanordnung Regulationsapparate für den Blutdruck vor uns haben, wird in dem Bericht über den Vortrag zwar erwähnt, jedoch nicht ausgeführt. (Der ausführliche Vortrag soll, wie Mayr verspricht, in den Monatsheften f. prakt. Tierheilk. von Fröhner und Kitt erscheinen.)

Laguesse in Poirier (00) betrachtet die intertubulären Zellhaufen als integrierenden, sehr wichtigen Teil des Drüsenepithels. Mit Lewaschew nimmt Laguesse die kontinuierliche Bildung dieser Haufen beim Erwachsenen an und abhängig von den Drüsenschläuchen. Mit Renaut nimmt Laguesse die Umarbeitung (le remaniement) der Drüse durch die Gefässe an, jedoch mit Beschränkung auf die Inseln allein, die wesentlichen, wenn nicht einzigen Träger der internen Sekretion, beim Erwachsenen wie beim Embryo. Bei den beiden Organen des hepato-pankreatischen Apparates bestehen beide Sekretionen fort, aber in der Leber scheint die interne Sekretion zu prävalieren, im Pankreas die äussere. Daher wahrscheinlich die Differenzen in der Lobulation; in der Leber ordnen sich die Elemente besonders um die Venae centrales, welche der internen Sekretion dienen; im Pankreas ordnen sie sich um die Ausführgänge, um das Pankreasläppchen zu bilden. Aber in denjenigen Teilen dieses Organes, welche zeitweilig für die interne Sekretion

spezialisiert sind (endokrine Inseln), wahren umgekehrten Lappchen, wird ihre Anordnung nur mehr durch die Blutgefäße regiert.

Hinsichtlich der intertubulären Zellhaufen vertritt Huber (00), der eine neue Abbildung derselben vom Menschen bietet, die Ansicht, dass dieselben wahrscheinlich ein Sekret bilden, welches in das Blut übergeht — interne Sekretion.

Ssobolew (00) berichtet in einer vorläufigen Mitteilung über seine Versuche, betreffend das Verhältnis des Pankreas und speziell der Langerhansschen Inseln zur Zuckerökonomie des Organismus. Er vermengte eine aus dem Pankreas hergestellte Emulsion mit einer 1 %igen Glykoselösung und fand nach $\frac{1}{2}$ stündigem Aufenthalt derselben im Thermostat bei 38° keine Zuckerreaktion, während dieselbe nach dem Erwärmen auf 100° eintrat. Ferner verglich er die Struktur der Langerhansschen Inseln bei dem hungernden und dem stark mit Kohlehydraten gefütterten Hund und konstatierte bei ersterem eine bedeutend grössere Zahl von Körnern im Zellprotoplasma der Inseln. Und endlich unterband er den Ausführungsgang der Drüse (D. Wirsungianus) beim Kaninchen und erzielte dadurch eine Schrumpfung desselben, bedingt durch fast vollständige Atrophie des secernierenden Parenchyms, während die Inseln sich zunächst erhielten, 20 Tage nach der Ligatur Zeichen beginnender Atrophie darboten. Bei zwei Diabetikern vermisste er die Inseln im Pankreasgewebe.

Die Fettnekrose, die manchmal nach der Unterbindung des Ausführungsganges auftritt und hauptsächlich das Zwischengewebe der Drüse ergreift, kann sich auch auf die Inseln erstrecken. Durch letzteren Umstand erklärt es sich, warum in seltenen Fällen nach Unterbindung des Ductus Diabetes mellitus auftritt.

Auch in seiner ausführlichen Arbeit konstatierte Ssobolew (02), dass die Langerhansschen Inseln beim Kaninchen bis zum 400. Tage nach der Unterbindung des Ausführungsganges erhalten bleiben. Sie überlebten bei Hund, Katze und Kaninchen alle Elemente der Drüse und blieben heil und unverändert.

Beim Diabetes dagegen erscheinen die Inseln als die am wenigsten widerstandsfähigen Elemente. In 13 von 15 Fällen wurde eine Verringerung der Zahl der Inseln bis zu vollständigem Fehlen auf den Schnitten beobachtet. Die erhalten gebliebenen Inseln wiesen starke Veränderungen auf.

Um zu entscheiden, ob die intertubulären Zellhaufen zum Gangsystem des Pankreas gehören, oder nicht, schaltete W. Schulze (00) ein kleines Stück vom Pankreas beim Meerschweinchen aus seinem

System aus, indem er es mit einer starken Seidenschnur von der übrigen Drüse trennte. Die Bauchwunde wurde vernäht und die Tiere nach verschiedenen Intervallen, von 3 Stunden bis zu 80 Tagen getötet. Es fand sich zunächst ein rapides Zugrundegehen des unterbundenen Pankreasstückes mit Ausnahme der Inseln, die ganz unverändert blieben. Nach einer gewissen Zeit, nach 15 Tagen etwa, schreitet der Atrophierungsprozess nicht mehr so schnell vorwärts; nach 40 Tagen jedoch sind, abgesehen von den Inseln, nur noch wenige Reste vom Pankreas übrig. Schliesslich nach 80 Tagen ist dieser Vorgang der Rückbildung des Pankreas noch weiter vorgeschritten, ohne dass die Inseln irgend in einer Weise von ihm mitergriffen wären. Auf Grund dieses Ergebnisses schliesst sich W. Schulze der heute von der Mehrzahl der Autoren vertretenen Ansicht an, dass wir es in den intertubulären Zellhaufen mit selbständigen Gebilden zu thun haben, welche nicht zum Gangsystem des Pankreas gehören. Mit der Stellungnahme W. Schulzes ist jedoch nicht nur ein weiterer Name für die auch von mir vertretene Lehre gewonnen, vielmehr scheint mir durch die Ssobolewschen und W. Schulzeschen Experimente thatsächlich zum erstenmal ein experimentell einwandfreier Beweis für die Lehre von der Selbständigkeit der intertubulären Zellhaufen bei Säugetieren erbracht. Weiterhin beschäftigte sich W. Schulze auch mit der Frage nach der speziellen Funktion der intertubulären Zellhaufen. Auf Grund seiner eigenen Untersuchungen und der bisher bekannten Thatsachen kommt W. Schulze zu folgendem Schlusse: Anatomisch betrachtet sind die Langerhansschen Inseln Blutgefässdrüsen vom Typus der Hypophyse, und in ihrer Funktion sind sie wahrscheinlich an der Regulierung des Zuckergehaltes des Blutes beteiligt. Wie im einzelnen die Einwirkung der Inseln auf das Blut zu denken ist, lässt W. Schulze dahingestellt; ob von ihnen direkt ein glykolytisches Ferment abgegeben wird, oder ihre Einwirkung erst in Wechselbeziehung mit der Leber zustande kommt, wie es nach dem regelmässigen Befund der Glykogenverarmung der Leber nach Pankreasexstirpation nicht unwahrscheinlich ist, bedarf noch der Aufklärung. Noch hebt W. Schulze hervor, dass Ssobolew (99) (siehe oben) auf Grund des Verhaltens der intertubulären Zellhaufen nach Unterbindung des Ductus pancreaticus beim Kaninchen, zu Resultaten und Schlüssen gekommen ist, welche denen von W. Schulze im ganzen ähnlich sind.

Mankowski hat im Jahre 1900 (Kiew, Nachrichten der Kaiserl. Universität) über das anatomische Wesen und die physiologische Be-

deutung der intertubulären Zellhaufen publiziert. Die Hauptergebnisse, wie Mankowski (01) nunmehr wiederholt, waren:

1. Die intertubulären Zellhaufen sind zeitweilig veränderte Läppchen der Pankreasdrüse. Sie stehen in der engsten Verbindung mit den übrigen Läppchen der Drüse, haben mit ihnen gemeinsame Blutgefäße und münden in die Ausführungsgänge. Eine besondere für sie charakteristische Bindegewebskapsel fehlt. Zwischen den Zellen der Inseln und denjenigen der Drüsenläppchen besteht eine ganze Reihe von Übergangsformen.

2. Das Zell-Protoplasma der Inseln hat eine sehr zarte Struktur und wird leicht durch die Einwirkung der verschiedenen fixierenden und erhärtenden Mittel beschädigt. An Schnitten von allen Lege artis in Flemmingscher Lösung fixierten Stücken der Drüse zeigt das Protoplasma der Inselzellen ein sehr charakteristisches Verhältnis zu Safranin.

3. Wahrscheinlich ist dieses Verhältnis des fixierten und erhärteten Protoplasmas zum Safranin durch besondere chemische Eigenschaften bedingt, welche das lebende Protoplasma der Inselzellen besitzt.

4. Das lebende Zellprotoplasma der Langerhansschen Inseln wirkt energisch reduzierend auf eine durch den Ausführungsgang der Drüse injizierte Lapislösung.

5. Die Zahl der intertubulären Zellhaufen kann sich, wie Experimente an Tieren derselben Species und sogar an ein und demselben Tiere zeigen, bald vermehren, bald vermindern während der verschiedenen Perioden der Verdauungsthätigkeit des Pankreas.

6. Die Zahl der Inseln vermehrt sich während der Thätigkeit und vermindert sich während der Ruhe.

7. Es unterliegt keinem Zweifel, dass die Langerhansschen Inseln in physiologischer Beziehung eins der morphologischen Stadien der Thätigkeit der Pankreasdrüse darstellen, welches Mankowski „Stadium der Langerhansschen Inseln“ zu nennen vorschlägt. Jedes Läppchen der Drüse muss am Ende seiner Sekretionsthätigkeit ins „Stadium der Langerhansschen Inseln“ kommen, welche die morphologische Erscheinung der höchsten Erschöpfung oder der energischsten Thätigkeit des Läppchens darstellt.

8. Der Übergang aus einem morphologischen Zustande in den anderen geht nicht in allen Drüsenläppchen zugleich vor sich, sondern in bestimmter Reihenfolge, wobei man an ein und demselben Schnitte Läppchen in verschiedenen Stadien der Thätigkeit beobachtet. Eine

solche Reihenfolge beobachtet man nicht nur unter einzelnen Läppchen des Pankreas, sondern sogar unter einzelnen Zellen desselben Läppchens.

Tschassownikow (vergl. oben im Abschnitt Bau und Thätigkeit der Pankreaszelle) stimmt nur darin mit Mankowski nicht überein, dass letzterer die Rückverwandlung der Inseln in Läppchen nicht nur für möglich, sondern sogar für notwendig erachtet.

Zu den Ergebnissen von W. Schulze und Ssobolew (siehe oben) nimmt Mankowski folgende Stellung ein: In den von Mankowski selbst untersuchten Fällen war „hinter den Ligaturen“ und „zwischen den Ligaturen“ ein allmählicher Schwund der Drüsenelemente und Ersatz derselben durch Bindegewebe bemerkbar, wobei die intertubulären Zellhaufen in gleichem Masse mit den übrigen Drüsenläppchen zu Grunde gingen. „Vor den Ligaturen“ gehen auch auf mehr oder weniger ausgedehnter Fläche die Pankreaselemente zu Grunde, und es entwickelt sich eine Art Cirrhose. Man erhält beim ersten Blick den Eindruck als ob die Anzahl der intertubulären Zellhaufen grösser wäre, als die Anzahl der unveränderten Läppchen. Wenn man nun aber aus der Betrachtung derartiger Bilder auch den Schluss ziehen kann auf die scheinbar grössere Widerstandsfähigkeit der intertubulären Zellhaufen, so kann man doch keinesfalls denselben Schluss ziehen aus der Betrachtung der Drüsenteile „zwischen den Ligaturen“ und „hinter den Ligaturen“, wo das Drüsengewebe so starke Veränderungen erfährt, dass es unmöglich ist, die Langerhansschen Inseln von den übrigen Drüsenläppchen zu unterscheiden.

Indem Mankowski die Richtigkeit der von W. Schulze konstatierten Thatsachen vollauf anerkennt, ist er trotzdem nicht einverstanden mit den Schlüssen, welche er am Ende seiner Arbeit zieht. Im Gegenteil kommt er zu dem Schlusse, dass die Versuche mit der Unterbindung des Ausführungsganges des Pankreas allein die komplizierte Frage über die Natur und die physiologische Rolle der intertubulären Zellhaufen nicht entscheiden können.

Ohne dass dies natürlich irgendwie als beweisend für die Schlüsse Mankowskis (vom Übergang der Drüsenschläuche in intertubuläre Zellhaufen) sein könnte (Oppel), ist von Interesse die von Mankowski hervorgehobene Thatsache, dass die intertubulären Zellhaufen, wenn das Pankreas eines soeben getöteten Kaninchens vom Ausführungsgang aus mit einer 1%igen Lapislösung injiziert wird, im Schnitt schwarze oder dunkelgraue Flecke zeigen, welche von einer Menge feiner Partikelchen herühren, die aus metallischem Silber oder dessen Oxyd bestehen und schliesslich im Protoplasma der Inselzellen abgelagert sind. Diese That-

sache ist von Interesse, da jede für die intertubulären Zellhaufen charakteristische Eigentümlichkeit in gegenwärtiger Zeit Ausgangspunkt für wichtige Entdeckungen werden kann. Es wäre also zunächst zu prüfen, ob diese Eigenschaften den intertubulären Zellhaufen anderer, vor allem auch niederer Wirbeltiere zukommen.

Opie (00) kommt zu folgendem Schluss: 1. Die intertubulären Zellhaufen bestehen aus Zellen, welche denselben Ursprung haben wie die der Drüsenschläuche, jedoch Strukturen bilden, die vom secernierenden Apparat unabhängig sind und in direkter Beziehung zum Gefäßsystem stehen. 2. Im Milzende des Katzenpankreas zeigen sie eine bestimmte Lage im Läppchen, jedes derselben enthält eine dieser Bildungen. 3. Im menschlichen Pankreas sind sie zahlreicher im Milzende oder der Cauda als anderswo. Ein ähnlicher Wechsel in ihrer Zahl findet sich bei Katzen und Hunden. 4. Fortgesetzte Reizung der Drüse, bildet nicht, wie Lewaschew angiebt, Gruppen von Schläuchen in intertubuläre Zellhaufen um.

In zehn Fällen von normalem Pankreas fanden sich in 0,5 Quadrat-Centimeter in Schnitten aus Kopf, Körper und Cauda des Pankreas beim Menschen:

	Kopf	Körper	Schwanz
I.	11	13	30
II.	30	25	42
III.	4	4	19
IV.	4	10	13
V.	27	18	59
VI.	25	27	26
VII.	18	18	29
VIII.	6	10	29
IX.	44	32	61
X.	14	23	32
Durchschnitt	18,3	18,0	34,0

Kasahara (Über das Bindegewebe des Pankreas bei verschiedenen Krankheiten. Virch.-Arch. Bd. 143, 111, 1896) fand, wie Opie mitteilt, dass die intertubulären Zellhaufen im Pankreasgewebe des Fötus und sehr junger Kinder viel zahlreicher sind als beim Erwachsenen.

Weitere Arbeiten Opies beschäftigen sich mit Erkrankungen des Pankreas und zwar mit Ergebnissen, welche für meine Auffassung der intertubulären Zellhaufen von Bedeutung sind und dies besonders wenn wir dieselben zu dem Resultat des W. Schulzeschen Experimentes (siehe oben) in Beziehung bringen.

Opie (01 a) findet: Kongenitale syphilitische Pankreatitis verzögert die Entwicklung der Drüsenacini, affiziert aber die intertubulären Zellhaufen nicht. Eingebettet in das Stroma, behalten die letzteren ihre Kontinuität mit den kleinen Ausführungsgängen und Acini, mit welchen sie gemeinsamen Ursprung haben. Opie giebt in seiner Figur 1 eine überzeugende Abbildung vom Zusammenhang eines intertubulären Zellhaufens mit einem Ausführungsgang (bei kongenitaler syphilitischer Pankreatitis). Zwei Typen chronischer interstitieller Entzündung, welche das entwickelte Pankreas angreifen, sind unterscheidbar: interlobuläre Pankreatitis und interacinäre Pankreatitis. Wenn bei der ersteren die Pankreatitis die Gänge obstruiert hat, erhalten sich die intertubulären Zellhaufen lang unverändert doch in dichtes narbenähnliches Gewebe eingebettet. Die zweite Form ergreift auch die intertubulären Zellhaufen. Zwischen Verletzungen der intertubulären Zellhaufen und dem Vorkommen von Diabetes mellitus wurden Beziehungen beobachtet. Während nur in einem von 11 Fällen von interlobulärer Pankreatitis Diabetes in milder Form auftrat, war in zwei von drei Fällen von interacinärer Pankreatitis Diabetes vorhanden. In einem vierten Fall von Diabetes hatten hyaline Ablagerungen zwischen Kapillaren und Parenchymzellen die intertubulären Zellhaufen so vollständig alteriert, dass sie nicht mehr erkennbar waren.

Opie (01 b) beschreibt ein Pankreas beim Menschen, in welchem eine Läsion von dunkler Ätiologie die Zellen der intertubulären Zellhaufen zerstört hatte, während die Zellen der secernierenden Acini sowohl, wie die Zellen anderer Organe nicht affiziert waren. Dabei war diese Destruktion der intertubulären Zellhaufen von Diabetes begleitet. Da Diabetes fehlt, wenn als Resultat der Gangunterbindung der secernierende Teil des Pankreas grosse Veränderungen eingeht, während die Inseln verschont sind, so ist der Schluss gerechtfertigt, dass es diese Bildungen sind, welche die Kohlehydratumwandlung beeinflussen.

Auch sonst wurde von klinischer und pathologisch-anatomischer Seite der Untersuchung des Pankreas Aufmerksamkeit geschenkt, und ich entnehme den diesbezüglichen Ausführungen von Weichselbaum und Stangl (01) folgende Darstellung. Obwohl man schon vor den Arbeiten von v. Mering und Minkowski wusste, dass bei Diabetes mellitus im Pankreas Krankheitsprozesse vorkommen können, so war doch erst durch die Arbeiten dieser Autoren im Archiv für experimentelle Pathologie und Pharmakologie Bd. 26, 1889 und Bd. 31, 1893 die volle Aufmerksamkeit auf das genannte Organ gelenkt worden. Dabei stellte sich heraus, dass nur in einer bestimmten Zahl von Diabetesfällen im Pankreas

Veränderungen nachgewiesen werden konnten. Unter den Veränderungen steht nach Naunyn (Der Diabetes mellitus, Nothnagels spezielle Pathologie und Therapie, VII. 1898) die Atrophie des Pankreas obenan.

v. Hansemann (Zeitschr. f. Heilkunde XVI 1894) fand am häufigsten die einfache Atrophie, bei der nur die Drüsenzellen atrophisch geworden sind, nicht auch das Stroma.

Dann widmete man den intertubulären Zellhaufen erhöhte Aufmerksamkeit, indem man von der Ansicht ausging, dass dieselben analog anderen Gefäßdrüsen (Schilddrüse, Nebennieren) einen Stoff produzieren dürften, welcher nach seiner Aufnahme ins Blut die Anhäufung des Zuckers in diesem verhindert. Die auf diesen Punkt gerichteten Untersuchungen haben aber bisher noch keine besonderen Erfolge aufzuweisen.

So konnte sich Dieckhoff im Jahre 1894, wie noch durch v. Brunn in diesen Ergebnissen mitgeteilt wurde, nicht überzeugen, dass eine Beziehung zwischen der Anwesenheit bzw. Häufigkeit der in Rede stehenden Bildungen und dem Vorhandensein oder Fehlen von Diabetes bestehe. Auch die Beobachtungen von Ssobolew (siehe oben) sind Weichselbaum und Stangl bekannt. So heben sie hervor, dass Opie (00) bemerkte, dass im menschlichen Pankreas gelegentlich kleine Gruppen von Acini zu finden seien, deren Zellen sich von den gewöhnlichen Drüsenzellen dadurch unterscheiden, dass ihr Protoplasma homogen ist, sich mit Eosin stark färbt und dass ihr Kern näher der Mitte der Zellen liegt; diese Zellen konnte er nur in einer kleinen Zahl von normalen Drüsen finden, etwas häufiger aber bei Diabetes, und zwar, wie er meint, vielleicht deshalb, weil bei dieser Krankheit die Sekretionsthätigkeit des Pankreas gesteigert ist.

Weichselbaum und Stangl (01) fanden diese eigentümlichen Epithelien wiederholt im Pankreas bei verschiedenen Krankheiten und bei Gesunden.

Weichselbaum und Stangl (01) finden beim Diabetes mellitus im Pankreas die Zahl der intertubulären Zellhaufen vermindert und zwar nicht etwa bloss absolut, sondern auch relativ. In Fällen dagegen, in welchen das Pankreas zwar auch deutlich atrophisch war, ohne dass aber Diabetes bestanden hatte, konnte keine so auffallende Veränderung der intertubulären Zellhaufen konstatiert werden, wie bei Diabetes, vielmehr zeigten die Haufen sich hier sogar scheinbar vermehrt, offenbar deshalb, weil die Atrophie bloss das eigentliche Drüsenparenchym betroffen hatte und die Haufen hierdurch einander näher gerückt wurden.

Letzterer Befund steht auch im Einklang mit den Experimenten von Walter Schulze und Ssobolew (siehe oben), welche nach Unter-

bindung eines Stückes vom Pankreas oder des Ausführungsganges bei Tieren eine hochgradige Atrophie des Drüsenparenchyms entstehen sahen, während die intertubulären Zellhaufen ganz unverändert blieben. Desgleichen hatte Opie (Pathological changes affecting the islands of Langerhans of the pancreas. Journ. Boston Soc. Med. Science 1900 IV.) gefunden, dass der bei Verschlussung des Ausführungsganges entstehenden Entzündung die Langerhansschen Inseln einen grossen Widerstand entgegenzusetzen, also nicht so rasch zu Grunde gehen, wie das übrige Parenchym.

Weichselbaum und Stangl (01) beschreiben ferner, dass die bei Diabetes noch übrig gebliebenen Zellhaufen mehr oder minder deutliche Veränderungen zeigen. (Blutungen, Verkleinerung, Veränderung der Epithelien.)

Das eigentliche Drüsenparenchym zeigte im Diabetes mellitus kleinere Läppchen, ferner zahlreichere centroacinäre Zellen, als im Pankreas bei anderen Krankheiten und bei gesunden Individuen.

Da v. Hansemann bei Diabetes in den Drüsenepithelien bisweilen eine geringe Fettmetamorphose beobachtet hatte, untersuchten Weichselbaum und Stangl auch darauf. Im Pankreas kommen Fettkörnchen normalerweise und ganz konstant vor (vergl. darüber oben: Fett in Pankreaszellen, im Abschnitt Bau und Thätigkeit der Pankreaszelle). Bei Diabetes aber war die Menge der Fettkörnchen eine evident grössere, als im Pankreas von gleichalterigen Individuen, welche nicht an Diabetes gelitten hatten. Das Fett lag im Drüsenparenchym und in den intertubulären Zellhaufen. In den stark atrophischen Zellhaufen war das Fett mitunter reichlicher als im übrigen Parenchym.

Es lässt sich zusammenfassend sagen, dass der anatomische Befund bei dem Pankreas-Diabetes bloss insofern ein einheitlicher ist, als es sich stets um Atrophie des Parenchyms handelt, aber um eine solche, welche mehr die intertubulären Zellhaufen betrifft, als das übrige Parenchym. Es würde dies die Ansicht stützen, dass die intertubulären Zellhaufen jenen Stoff liefern, welcher die Zurückhaltung des Zuckers im Blute verhindert.

M. B. Schmidt (02) lässt sich endlich zu jener Frage folgendermassen vernehmen.

„In neuester Zeit ist die Frage mehrfach diskutiert worden, ob die sog. innere Sekretion des Pankreas, welche der Zuckerzerstörung dient, von den eigentlichen Pankreaszellen ausgeht, oder ob dafür besondere Einrichtungen in der Drüse existieren, speziell ob den Langerhansschen Inseln dabei eine Rolle zufällt.“

Auch nach Schmidts Ansicht sind die intertubulären Zellhaufen epithelialer Natur. Er hält dieselben für permanente Gebilde, namentlich nicht für fähig, sich wieder in secernierende Schläuche umzuwandeln, nur möchte Schmidt bei schweren pathologischen Zuständen des Organs eine Neubildung von Inseln aus Drüsenacinis annehmen. Schmidt stellt die Zellhaufen den Drüsen ohne Ausführgänge, welchen man eine innere Sekretion zuschreibt, an die Seite.

Schmidt bestätigt zunächst (8 unter 23 Fällen), dass es eine Kategorie von Diabetes giebt, in denen das Pankreas durchaus unverändert ist, wie dies eine bereits anderweitig festgestellte Erfahrung lehrt.

Weiter wurde einfache Atrophie des Organs beobachtet, wie sie auch bei nichtdiabetischen Individuen vorkommt. In sieben Fällen fanden sich Veränderungen des Organs, welche so wenig extensiv waren, dass sie sicher den Bestand des funktionstüchtigen Parenchyms nicht nennenswert herabsetzten.

Endlich folgt eine Gruppe mit schweren Veränderungen des Pankreas.

Während von Dieckhoff und Ssobolew (00) (siehe oben) die Angabe gemacht worden ist, dass bei Diabetes die intertubulären Zellhaufen fehlen oder spärlich und klein sein können, hat Schmidt dies unter seinem Material nicht beobachtet und steht dem Befunde skeptisch gegenüber, da die Verteilung der Inseln über die Läppchen eine ungleichmässige ist. (Opie 00, pag. 205 findet, dass beim Menschen ebenso wie bei einigen Tieren ihre Zahl im Schwanzteile des Organs etwa doppelt so gross ist, als in der übrigen Drüse.)

Dagegen beschreibt Schmidt (02) eine Erkrankung der intertubulären Zellhaufen beim Diabetes, dieselben fanden sich im Zustand hyaliner Degeneration, d. h. die Kapillaren besitzen eine dicke homogene, glänzende Scheide, und dadurch ist der epitheliale Anteil zwischen ihnen auf schmale Stränge atrophischer Zellen reduziert, bisweilen sogar bis auf einzelne Zellen verschwunden. Opie (The Journal of experimental medecine. Vol. 5, Nr. 5, März 1901) teilte einen vollkommen analogen Fall mit, nur führt Schmidt die hyaline Degeneration auf die Kapillarewand, Opie dagegen auf die Epithelien selbst zurück. Ferner hat Schmidt eine fast isolierte, akute, interstitielle Entzündung der intertubulären Zellhaufen gefunden, und zwei weitere seiner Fälle gehören zu der spontan aufgetretenen chronischen interstitiellen Pankreatitis. Die zwei von Opie (01) nach ihrer Wirkung aufs Parenchym unterschiedenen zwei Formen derselben, eine interlobuläre und eine intralobuläre, anerkennt Schmidt aus eigener Erfahrung, und bei letzterer werden die

intertubulären Zellhaufen ebenfalls von Bindegewebe durchwachsen und ihre Epithelzellen zur Atrophie gebracht.

Dies sind Erfahrungen, welche gewiss der Bedeutung der intertubulären Zellhaufen für die Zuckerverbrennung das Wort reden. Immerhin möchte Schmidt dieselbe noch nicht daraufhin zu rückhaltlos anerkennen, einerseits, weil die Zahl der positiven Beobachtungen dafür noch viel zu klein ist, andererseits, weil Schmidt selbst noch weitere Befunde erhoben hat, welche nicht vollständig dazu stimmen. So beschreibt Schmidt zwei Fälle von Pankreaserkrankung; bei beiden bestand im Leben reichliche Zuckerausscheidung mit dem Urin, obchon die intertubulären Zellhaufen in zahlreichen und sehr kräftig entwickelten Exemplaren vorhanden waren, sogar den überwiegenden Teil des restierenden Parenchyms ausmachten. Diese Persistenz der Inseln erinnert an die W. Schulzeschen Ergebnisse, welcher nach Abtrennung eines Stücks Pankreas beim Meerschweinchen durch Ligatur in diesem Stücke im Laufe der folgenden Wochen eine fast totale Atrophie des secernierenden Drüsengewebes fand, während die intertubulären Zellhaufen unverändert übrig blieben.

Die Zahl und Grösse der intertubulären Zellhaufen in einem der von Schmidt untersuchten Fälle ist eine so bedeutende, dass er an eine Neubildung von intertubulären Zellhaufen aus Drüsenacinis denkt. Dieselbe Transformation hat er auch bei starker seniler Atrophie des Pankreas ohne Diabetes beobachtet. „Es kann sich dabei ein ganzes Drüsenläppchen in eine Gruppe von runden Inseln aufteilen, welche morphologisch in keiner Weise von den präformierten sich unterscheiden, manche Läppchen zerfallen geradezu in zwei Hälften, deren eine nach dem Typus des gewöhnlichen secernierenden Parenchyms, deren andere nach dem der Langerhansschen Inseln gebaut ist. Ob solche neugebildete Inseln auch in der Funktion den präformierten gleichkommen, lässt sich nicht bestimmen, und darin liegt die Schwierigkeit, die beschriebenen Fälle von chronischer Pankreatitis für die aufgeworfene Frage zu verwerten, deren Diskussion sich ja nur auf die histologischen Verhältnisse stützt.“

Herzog (02) endlich findet, Ssobolew bestätigend, bei Diabetes mellitus eine numerische Verminderung der Inseln, von geringer Verminderung bis zum totalen Schwund. Es scheint, dass die Atrophie nicht stets in der gleichen Weise vor sich geht. Es kann zur Bildung von hyalinem Material an Stelle der Inseln kommen, oder es können die Inselzellen unter gleichzeitiger Bindegewebs-Wucherung einfach schwinden, ohne dass sich hyalines Material vorfindet.

„Die neueren Untersuchungen über die Histologie des Pankreas beim Diabetes scheinen entschieden darauf hinzuweisen, dass bei dieser geheimnisvollen Erkrankung die Langerhansschen Inseln in spezifischer Weise betroffen sind. Diese allem Anscheine nach spezifischen Veränderungen sprechen nun ihrerseits zu Gunsten der Ansicht, welche den Langerhansschen Inseln die innere Sekretion eines Zucker umsetzenden Enzyms zuschreibt.“

Ich denke, dass diejenigen meiner Leser, welche mir bis hierher gefolgt sind, mit mir zu dem Schlusse gekommen sein werden, dass meine an die Spitze dieses Kapitels gestellte Behauptung zu Recht besteht, dass, obwohl unsere die intertubulären Zellhaufen betreffenden Kenntnisse in den letzten Jahren ersichtliche Fortschritte gemacht haben, wir doch über die schliesslich wichtigste Frage, welche Funktionen den intertubulären Zellhaufen der heute lebenden Wirbeltiere und des Menschen zukommt, eine Entscheidung mit Sicherheit nicht fällen können. Immerhin ist es erfreulich, dass emsige und vielversprechende Arbeit diese dunkeln Inseln nunmehr in Angriff genommen hat, und es scheint heute nicht unwahrscheinlich, dass wir in diesen Organen den Sitz einer Thätigkeit einst mit Sicherheit erkennen werden, welche wir schon heute als „interne Sekretion“ bezeichnen dürfen.

Leber.

Überblicken wir die Publikationen, welche in den letzten zwei Jahren über die Leber erschienen sind, so ergibt sich, dass sich dieselben in drei Gruppen sondern lassen, deren erste sich mit dem makroskopischen Verhalten der Leber des Menschen und der Tiere, dem Gewicht der Leber, dem namentlich bei Amphibien wechselnden Pigmentgehalt der Leber, ferner mit den elastischen Fasern, Blutgefässen, Lymphgefässen und Nerven der Leber befasst. Die zweite Gruppe können wir überschreiben: die Leberzelle und die dritte Gruppe endlich begreift die Gallengänge und die Gallenblase. Dieser Gruppierung entsprechend habe ich die folgenden Ausführungen gegliedert. Ich kann in denselben fast durchgehend in referierender Form die schönen Untersuchungsergebnisse anderer Forscher zur Darstellung bringen, nur in dem Kapitel „die Leberzelle“ gilt es, einigen unwahren Lehren und unwahrscheinlichen Anschauungen, welche angefangen haben, sich in der Litteratur breit zu machen, energisch entgegenzutreten.

Form, Gewicht, Pigment, elastische Fasern, Blutgefäße, Lymphgefäße und Nerven der Leber.

Als Einleitung zu diesem Kapitel mag es interessant sein, einen Blick in die Vergangenheit zu werfen und an der Hand der Untersuchungen von L. Stieda sich über jene Darstellungen der Leber zu unterrichten, welche uns aus alter Zeit erhalten geblieben sind.

L. Stieda (00a und b) kommt zum Resultat, dass die ältesten bekannten Darstellungen der tierischen Leber, die Bronzeleber von Piacenza, die Alabasterleber von Volterra und die Leber aus Babylon, von denen die letzte die älteste ist — sie stammt wahrscheinlich aus dem 2. oder 3. Jahrhundert vor Christi Geburt — als Nachahmungen der Schafs-(Hammel-)Leber zu betrachten sind. Die Gallenblase ist als liegender kegelförmiger Körper, der Processus pyramidalis (Processus caudatus lobi Spigelii), der *λόφος κατ' ἐξοχήν* als dreiseitige Pyramide und der Processus papillaris des lobus (posterior) Spigelii als Viertel-Ellipsoid (Deecke) dargestellt. Die „Cellae“ der römischen Haruspices sind Durchschnitte, Lumina der Venen (Blutadern). Die Alten, Babylonier wie Römer und Etrusker, haben jene Leberbilder angefertigt, um an der Hand derselben bei dem Wahrsagen aus Eingeweiden (Haruspicien) eine Anleitung zu besitzen.

Charpy hat in Poiriers (00) *Traité d'anatomie humaine*, Tome 4, pag. 695—725 eine eingehende Beschreibung der Lage und äusseren Gestalt der menschlichen Leber gegeben und Soulié schildert ebenda (Tome 4, pag. 726—769) den anatomischen und histologischen Bau der menschlichen Leber.

Ruge (02) untersuchte die äusseren Formverhältnisse der Leber bei den Primaten vergleichend anatomisch. Nachdem die allgemeinen Gesichtspunkte, welche auf die äusseren Formverhältnisse der Prosimierleber sich beziehen, in der Einleitung Erwähnung gefunden haben, werden die Einzelbefunde im zweiten Abschnitte vorgeführt. Zum Schlusse werden die verschiedenen wichtigen anatomischen Einrichtungen (Incisura oesophagea, Stellung des Ligamentum coronarium hepatis. Ursache für die Umwandlung der Ösophagealspalte in eine Impressio oesophagea, Stammlappen, linker Seitenlappen, rechter Seitenlappen, Hohlvenenlappen, Fissurae interlobulares laterales) an der Leber je für sich behandelt, wobei der Hauptzweck ist, die Befunde vom genetischen Standpunkte aus zu ordnen, d. h. an das Indifferente stets das Weitergebildete anzureihen. — Es ist festgestellt, davon geht Ruge aus, dass die Säugetierleber ein typisch gelapptes Organ ist, und es ist deshalb unrichtig und durch nichts zu beweisen, dass ein ungelapptes

Organ als Urform für die Säugetiere angenommen werden müsse. Gegenbaur sprach bereits aus, dass in Variationen am menschlichen Organe tierische Einrichtungen sich wiederholten, dass also die unge-lappte Leber des Menschen von einer gelappten Form sich ableiten müsste. Seither ist ähnliches öfters geäußert und sogar genauer er-örtert worden. Die für die Lappung der Leber, sowie für die allmähliche Umgestaltung der gelappten Leber in Frage kommenden Kräfte erblickt Ruge in der Zwerchfellatmung, welche einen stetigen Wechsel in der Form der Leber bedingt. Der Wechsel in der Form der Leber ist ein sehr ergiebiger da, wo das Zwerchfell grosse Exkursionen vollzieht, wie es bei schmalbrüstigen, mit kielförmig gestaltetem Brustkorbe versehenen, niederen Säugetieren der Fall ist. Wenn die Bedingungen für die Lappung der Leber durch Umgestaltungen höherer Ordnung aus dem Organismus wieder ausgeschaltet werden, so kann das Organ, wieder mehr sich selbst überlassen, der altererbten Gliederung verlustig gehen. Eine auf diese Weise kompakter werdende Leber hat also stets das Stadium der Lappung einmal besessen. Dies Ereignis vollzog sich bei den Anthropomorphen und beim Menschen. Bei ihnen ist der Thorax breit und tief. Das Zwerchfell stellt eine flache, quer gestellte Kuppel dar und unterhält schon bei verhältnismässig geringen Exkursionen das Atmungsgeschäft. Die im Einklange mit der Form des Zwerchfelles im queren und sagittalen Durchmesser vergrösserte Leber folgt als kompaktes Organ den Bewegungen des Diaphragma. Das Herz resp. der Herzbeutel konnte sich unter den veränderten Bedingungen dem Zwerchfell nähern, ja vollkommen mit ihm verwachsen, wodurch hinwiederum als Art von Rückwirkung die Zwerchfellbewegungen eingeengt werden. So schwinden die Kräfte, welche die Leberlappung für die ganze Klasse der Säugetiere in die Erscheinung riefen, bei deren höchststehenden Vertretern.

Alice Gaule (01) hat innerhalb eines Jahres die Leber von 305 Fröschen gewogen und giebt in tabellarischer Form eine Übersicht über das relative Gewicht der Leber zum Körpergewicht bei Männchen und Weibchen. Die Kurve zeigt nun grössere Schwankungen, welche für Männchen und Weibchen nicht gleich sind, sodass sie nicht durch die Hunger- und Fressperiode allein bedingt sein können. Dies wird zurückgeführt auf ein wichtiges Moment im Leben des Frosches, den jährlichen Aufbau der Geschlechtsprodukte und das Laichen. In jenem Jahr wurden grosse Eierstöcke bis zum 10. Juli gefunden. Diesen Thatsachen entsprechend sehen wir die Leberkurve herabsinken bis Juli und dann sich allmählich heben, bis sie ein dreifaches Lebergewicht

beim Männchen, ein zweifaches beim Weibchen andeutet. Die Leber der Weibchen steht nicht im Verhältnis, sondern ist absolut genommen schwerer wie die der Männchen, mit Ausnahme von den drei Monaten März, April, Mai; im Mai werden die Eierstöcke sehr gross. Nachdem die Laichzeit vorbei ist, erst dann wird die Leber der Weibchen grösser. Beim Männchen ist das Verhältnis anders. Hier bleibt es unentschieden, ob die Leber auch eine Beziehung zu dem Aufbau der Hoden hat, doch wird sie erst im September grösser zu der Zeit, wo die Hoden wieder kleiner geworden sind. Histologisch haben die Lebern der Weibchen im Mai und Juni mit einzelnen Ausnahmen ganz anders aussehende Zellen als die der Männchen. Der Unterschied besteht in der Grösse der Zellen, die sehr klein sind, und im Protoplasma, das homogen ist, während bei den Männchen die Zellen grösser sind und das Protoplasma sich ungleichmässig färbt. Bemerkenswert ist ferner, dass auch bei den Lebern der Männchen diese Veränderung auftritt, d. h. die Zellen werden klein, das Protoplasma homogen, aber das geschieht erst später, vereinzelt im Juni, häufig im Juli.

Eine eingehende makroskopische und mikroskopische Beschreibung der Leber vom Frosch giebt Gaupp (01b) unter Berücksichtigung der Ergebnisse der reichhaltigen einschlägigen Litteratur.

Gaupp (01b) weist darauf hin, dass man die Frage, ob wirklich zwischen der Leber der Urodelen und der der Anuren so weitgehende Unterschiede, wie bisher angenommen wurde, zu allen Zeiten bestehen, noch nicht mit Bestimmtheit wird bejahen können. Der Sitz der Pigmentzellhaufen in der Froschleber, zu verschiedenen Jahreszeiten und unter verschiedenen Lebensbedingungen der Tiere, wäre aufs Neue festzustellen, unter gleichzeitiger Berücksichtigung der mehr oder minder grossen Deutlichkeit des tubulösen Baues. Aus Gaupps eigenen Präparaten geht hervor, dass Pigmentzellen und rote Blutkörperchen sehr dicht aneinander liegen, was aber das Vorhandensein sehr dünner Scheidewände nicht ausschliesst. Eberth kam zu der Vorstellung, dass die Pigmentmassen der Froschleber innerhalb der Blutgefässe liegen. Oppel und Braus fanden bei *Proteus* die pigmentierten Zellen im Lymphsystem. Eberth betont aber ganz bestimmt einen Unterschied zwischen Urodelen und Anuren hinsichtlich des Sitzes der Pigmentzellen. Ponfick und Leonard betonen, dass die Pigmentzellen in der Froschleber ausserhalb der Blutgefässe liegen. Wenn auch durch die Befunde von Oppel und Braus die Annahme von Ponfick und Leonard an Wahrscheinlichkeit gewinnt (über den Sitz der Pigmentzellen), so können doch die Angaben Eberths nicht als widerlegt gelten.

Vielmehr scheint auch Braus die Ansicht Eberths von dem doppelten Sitz pigmenthaltiger Zellgruppen in der Froschleber zu teilen. — Festzustellen bleibt heute immer noch, ob nicht bei der physiologisch und cyklisch sich ausbildenden Pigmentleber hinsichtlich Lage und Bedeutung der Pigmentzellen auch für die Anuren das Gleiche gilt, wie für die Urodelen.

Bezüglich der Fragestellung ist, woran ich erinnern möchte, im Auge zu behalten, dass die Darstellungen Eberths betreffend die Lage von Pigment innerhalb der Blutgefäße der Froschleber doch schliesslich aus Arbeiten stammen, welche weit zurückliegen. Welche Ansicht Eberth darüber heute hat, wissen wir nicht. Es ist nicht unmöglich, dass es sich dabei um eine Jugendsünde Eberths handelt, mit der wir umsoweniger scharf ins Gericht gehen dürfen, als die Resultate Eberths, wenn wir an die damals noch so wenig entwickelte Technik denken, doch hohe Bewunderung verdienen.

Die Frage, ob pigmentierte Wanderzellen im Blute vorkommen oder nicht, ist schliesslich dieselbe wie für Leukocyten überhaupt und ich möchte mich hierin der Auffassung von Mondino und Sala (Archives ital. de biologie, Tome 12, pag. 297—303 und pag. 303—305) anschliessen, welche mit dem Umstande, dass Leukocyten in frühen Embryonalstadien nicht im Blute vorkommen, sondern erst später und sich auch nicht in blutbildenden, sondern in den lymphebildenden Organen entwickeln, folgende Auffassung begründeten. Man darf die Leukocyten nicht als dem Blut eigentümliche Elemente betrachten, wofür man sie bisher gehalten hat, sondern als das Element der Lymphe, und sie finden sich im Blut aus demselben Grunde wie in anderen Geweben, sie sind dort von der Lymphe eingeführt. — So mögen nach meiner Ansicht wohl auch ins Leberblut einzelne pigmentierte Wanderzellen einwandern oder mit demselben in seltenen Fällen cirkulieren. Der wirkliche Sitz der Wanderzellen, also auch der pigmentierten, ist aber das Bindegewebe im weiteren Sinne, besonders das Lymphgewebe (Lymphräume) und in diesem sind sie, auch in der Amphibienleber, heimisch, sei es, dass sie vom Darne herkommen, oder dass sie in der Leber entstanden sind.

In Bezug auf nicht pigmentierte, vom eigentlichen Leberparenchym verschiedene Zellen kann Gaupp (11b) bestätigen, dass dieselben in Schnitten durch die Seitenlappen (bei *Rana esculenta*) in der That nur spärlich vorhanden sind. Nachuntersucher möchte Gaupp aber auf den Lobus medius der Froschleber als auf ein Gebiet aufmerksam machen, das eine besondere Beachtung verdient. Hier finden sich dunkel gefärbte, namentlich kortikal gelegene Zellmassen, in denen einzelne

Zellgrenzen undeutlich, die Kerne klein und sehr zahlreich vertreten sind. Diese Massen springen mit fingerförmigen Fortsätzen gegen das eigentliche Lebergewebe vor.

Von Bedeutung scheint die neue Richtung, welcher die Anatomie des Frosches in Gaupps Bearbeitung folgt, für die ganze Zukunft physiologischer Forschung. Die grosse Rolle, welche das Mikroskop in der physiologischen Forschung gerade der Ernährungs- und Stoffwechselvorgänge zu spielen berufen ist, habe ich in diesen Ergebnissen wiederholt betont. Bisher konnte mir der Physiologe entgegnen, wie sollen wir mikroskopische Physiologie betreiben, wenn uns über den mikroskopischen Bau unseres vornehmsten physiologischen Haustieres, des Frosches, nicht mehr geboten wird, als sagen wir z. B. für die Leber in der Anatomie des Frosches 1. Aufl., (Lehre von den Eingeweiden, pag. 18—21). Die entsprechenden Seiten Gaupps, pag. 133—155, müssen da dem am Frosch arbeitenden und jenes Büchlein zu Hilfe ziehenden Physiologen ein Arbeitsgebiet von der Grösse einer neuen Welt eröffnen.

Melnikow-Raswedenkow (99) untersuchte mit der Weigert'schen Färbung für elastische Fasern Organe des Menschen und einiger anderer Repräsentanten der Wirbeltierklasse.

In der Leber schwankt im normalen Zustande die Menge des elastischen Gewebes in Abhängigkeit von dem Alter: bei Kindern ist sie geringer als in mittleren Jahren, bei bejahrten Individuen grösser. Das Blutgefässsystem ist die Hauptquelle des elastischen Gewebes in der Leber. Das elastische Gewebe bildet einen Bestandteil der Glisson'schen Kapsel und begleitet die Lebergefässe in ihren Verzweigungen. Die äussere Leberkapsel enthält gleichfalls ein Netz elastischer Fasern. Die interlobulären Gefässe sind bedeutend reicher an elastischem Gewebe, als wie die intralobulären. Die Wandungen der Venae centrales enthalten entweder gar keine oder nur sehr wenige elastische Fasern. Die Pfortader dagegen ist mit einer wohlentwickelten, elastischen Membran, die derjenigen von Arterien ähnlich sieht, versehen. Die Gallengänge unterscheiden sich von den Blutgefässen dadurch, dass sie in der Schicht ihrer Wandung, welche dem Epithel anliegt, ein zartes Netz dünner elastischer Fibrillen aufweisen, während die äussere Schicht, welche der Adventitia von Blutgefässen entspricht, ein dichtes Netz dicker elastischer Fasern enthält. Ein regelmässig geführter Querschnitt durch die interlobulären Gefässe beweist, dass das elastische Gewebe der äusseren Schichten von Pfortader, Leberarterie und Gallengängen sich zu einem Netze verflacht, welches eine gemeinsame Hülle des inter-

lobulären Gefässsystems bildet. Doch weder die äussere, noch die interlobuläre Kapsel entsenden elastische Fasern in das Innere der Lobuli, sodass das Stroma der letzteren in der normalen Leber ausschliesslich aus kollagenem Gewebe besteht. In pathologischen Zuständen wuchern die elastischen Elemente hauptsächlich in der Glissonschen Kapsel, doch kommt es hier nicht selten vor, dass das elastische Gewebe auch im Innern der Acini, zwischen den Leberzellenbalken auftritt.

Livini (99) hat die elastischen Fasern der Leber beim Menschen untersucht.

Capsula fibrosa. — Die Capsula fibrosa ist ausserordentlich reich an elastischen Fasern. Dieselben bilden ein Netz mit runden regelmässigen Maschen, welche perpendikulär zur freien Oberfläche angeordnet sind und Bündel von dichtem Bindegewebe umgeben. Auch beim Neugeborenen enthält die Kapsel schon zahlreiche elastische Fasern.

Parenchym. — Die von der Kapsel ausgehenden, in die Leber eindringenden Septa enthalten, wie die Kapsel selbst, zahlreiche elastische Fasern. Dieselben verlaufen in allen Richtungen, doch folgen sie vorwiegend der Längsachse der Blutgefässe und Gallengänge. In der Wand kleinerer Gallengänge sitzt das Epithel einer von elastischen Fasern freien Bindegewebsschicht auf, aber dann folgt sofort das genannte Gewebe, dessen Grenzen, wie die des Gallenganges nicht deutlich sind. In grösseren Gallengängen folgt gleichfalls auf das Epithel die von elastischen Fasern freie Bindegewebsschicht; diese erscheinen dann sofort, meist der Längsachse des Ganges parallel verlaufend und werden gegen die Peripherie immer zahlreicher. Sie verschmelzen mit der elastischen Verflechtung, wodurch sie ohne deutliche Grenze mit den elastischen Fasern der Blutgefässe verbunden sind. Beim Neugeborenen sind elastische Fasern spärlich und dünn im interlobulären Bindegewebe und in der Wand der Gallengänge, dagegen dick und zahlreich in der Wand der Blutgefässe.

Intralobuläre elastische Fasern konnte Livini in der von ihm untersuchten menschlichen Leber nicht mit Sicherheit nachweisen. Ein neuer Beweis für die Richtigkeit der von Oppel und anderen vertretenen Ansicht, dass die intralobulären Gitterfasern der Leber, obwohl sie wahrscheinlich elastischer Natur sind, nichts mit elastischen Fasern zu thun haben.

Einem Referat von M. B. Schmidt in Schwalbes Jahresbericht, Bd. 6, Abt. 3, pag. 331, verdanke ich folgende Angabe über eine Arbeit Sabourins. Sabourin (00) hat früher auf die nahen räumlichen Beziehungen von Pfortaderästen mit Zweigen der Lebervene an ge-

wissen Stellen („Veines sus-hépatiques“) aufmerksam gemacht. Jetzt demonstriert er an mikroskopischen Präparaten von normalen und mehr oder weniger cirrhotischen Lebern vom Menschen direkte Anastomosen zwischen beiden Gefässsystemen und macht ihr Zustandekommen durch ein theoretisch konstruiertes entwicklungsgeschichtliches Schema verständlich. Sabourin schliesst aus, dass es sich nur um pathologische Bildungen infolge von Cirrhose handelt; offenbar sind sie normale, physiologische Einrichtungen, deren Zweck vielleicht darin zu suchen ist, dass sie bei der Überladung des Leberparenchyms mit Blut während der Verdauung eine Entlastung herbeiführen, oder darin, dass die Leber überhaupt zwei Cirkulationswege besitzt, einen für die Verdauung — durch die Kapillaren der Acini — und einen für die Ruheperiode — durch die direkten Anastomosen.

Dieulafé (01b) untersuchte die venösen Sinuse der Leber von Phoka. Es handelt sich um bedeutende Erweiterungen, grosse Taschen, deren Bildung von den Venae hepaticae und von der Vena cava inferior quer zu ihrem Verlauf auf der Innenfläche der Leber abhängt. Im mikroskopischen Bild fällt der grosse Umfang der Venae intralobularia auf; die Erweiterung der Venae hepaticae erstreckt sich also bis auf die feinsten Zweige. Dieulafé giebt eine Abbildung eines Schnittes nach einem Präparat von Soulié. Das Lebergewebe und die Vena portae zeigen nichts Bemerkenswerthes, die Leberläppchen zeigen keine sehr deutlichen Grenzen. Stase in den Venae hepaticae zieht die Erweiterung aller diesem Venenapparat angehörigen Zweige nach sich, während das Pfortadersystem dabei nicht interessiert ist.

Die Vereinigung aller dieser grossen Blutgefässe bildet einen grossen Behälter, enthaltend ungefähr $1\frac{1}{2}$ Liter Flüssigkeit. Über diesem Behälter nimmt die Vena cava normale Dimensionen an, um das Zwerchfell zu durchsetzen. Venöse Sinuse der Leber sind bei vielen wasserlebenden und tauchenden Säugetieren beschrieben, so bei allen Pinnipediern und Cetaceen, ferner bei Biber, Fischotter, Schnabeltier, Desman, Wasserratte. Bei Phoka erreichen die Sinuse ihre grössten Dimensionen. Die Bedeutung derselben beruht in einer Entlastung des kleinen Kreislaufes. Die Eigentümlichkeiten, welche das venöse System bei den tauchenden Tieren zeigt, erlauben die Anpassung an das Wasserleben.

Nattan-Larrier (00) hat den Bau der Leber vom neugeborenen Meerschweinchen, betrachtet als blutbildendes Organ, untersucht. Er unterscheidet in der Leber des jungen Meerschweinchens drei charakteristische Elemente: kernhaltige rote Blutkörperchen, Megakaryo-

cyten (Riesenzellen), und basophile Myelocyten. Die kernhaltigen roten Blutkörperchen liegen in den feinen Kapillarspalten, wo auch die gewöhnlichen roten Blutkörperchen vorkommen. Der Megakaryocyt liegt nicht in einer Kapillare, sondern isoliert mitten unter den Leberzellen, welche ihn von allen Seiten umgeben. Die basophilen Myelocyten bilden kleine Inseln, welche in unregelmässiger Form im Parenchym verteilt sind, aber diese Inseln sind stets unabhängig von den Inseln kernhaltiger roter Blutkörperchen. Die drei Elemente haben also ihre besondere Topographie.

Mall (00 a und 01 b) hat den Ursprung der Lymphgefässe in der Leber der Säugetiere untersucht und kommt zum Resultat 1. dass die Lymphgefässe der Leber von den perilobulären Lymphräumen entstehen und dass diese direkt mit den perivaskulären Lymphräumen kommunizieren, und 2. dass die Lymphe in diese Räume durch einen Filtrationsprozess durch Öffnungen eintritt, welche sich normal in den Kapillarwänden der Leber finden.

Ich möchte anstatt an Öffnungen („openings“) unter normalen Verhältnissen lieber an die Thätigkeit der Endothelzellen dieser Kapillaren denken. (Referent.)

Betreffend die Nervenfasern in der Leber und deren letzte Beziehungen zu den Leberzellen habe ich in meinem Lehrbuche (III. Teil, pag. 1019 ff.) mitgeteilt, dass erst in den letzten Jahren mit Methylenblau und mit der Golgischen Methode und deren Modifikationen einige Erfolge (so von Korolkow, Berkley und Monti) erzielt worden sind, welche aber noch der Bestätigung und weiterer Vertiefung bedürfen. Die Abbildungen von Korolkow und Rina Monti habe ich dort auf pag. 1022 und 1023 wiedergegeben.

Max Wolff (02) ist es nun vermittelt der Methylenblaufärbung gelungen, die Nervenendigungen in der Leber von *Rana esculenta* zu färben. Die intralobulären Nerven, deren Ursprungsweise die von Berkley aufgezeigte ist, geben nach allen Seiten Fasern ab, die an die Drüsenzellen herantreten. Hier gehen sie in ein der Leberzelle dicht aufliegendes Endgeflecht über, welches sich in mehr oder weniger dichte, der äusseren Schicht des Zellprotoplasmas aufliegende und bei schwächerer Vergrösserung den Eindruck von Varikositäten machende Anhäufungen von Neurosomen, welche sich im Neuroplasma suspendiert befinden, auflöst. Diejenigen Fasern des perivaskulären Geflechtes, welche die Blutgefässe der Leber selbst versorgen, endigen an den Zellen der Muskularis mit Endvarikositäten (Neuroplasma mit Neurosomenhaufen),

Gallengangepithelzellen und Drüsenzellen werden von demselben Stamm versorgt.

Wolff hebt hervor, dass in seinen Präparaten die die Leberzellen umgebenden Endgeflechte höchstens die Hälfte der Zelle umfassen. Es lässt sich deshalb heute noch nicht feststellen, ob die Geflechte nur an der Basis der Zellen liegen oder auch zwischen den einander berührenden Flächen der Zellen, welche ich deren Seitenflächen (im Gegensatz zur Basis und zur freien Oberfläche) nenne. Die Frage ist, — in meiner Nomenklatur ausgedrückt — ob die Geflechte an der Basis der Zelle liegen oder auch intercellulär (diesen Ausdruck kann ich hierfür anwenden, da ich erkannt habe, dass die Gallenkapillaren nicht intercellulär, sondern epicellulär liegen, vergl. diese Ergebnisse Bd 8, pag. 186, Bd. 10, pag. 246 und mein Lehrbuch, Teil III, pag. 582 und 878 ff.) An den von Wolff abgebildeten Präparaten wird sich jedoch die Frage ob die Geflechte nur basal oder auch intercellulär liegen, kaum lösen lassen, da wohl infolge der zur Fixierung des Methylenblau angewandten Reagentien die Zellen meist voneinander isoliert erscheinen, was bekanntlich im Leben oder bei Anwendung anderer Fixierungsmethoden auch in der Froschleber nicht der Fall ist.

Die Leberzelle.

Bei Betrachtung der Leberzelle möchte ich von den Ergebnissen jener Forscher ausgehen, welche den bekannten A. Fischerschen Forderungen, welche uns bei der Betrachtung der Zelle massgebend sein müssen, in hervorragendem Masse Rechnung tragen.

Arnold (01 a) beschreibt in der Leberzelle (überlebendes Objekt bei Zusatz von 1% Chlornatriumlösung, sowie bei vitaler und supravitaler Färbung) des Menschen und mancher Tiere Granula und Granulagruppen, von wechselnder Erscheinung und Verteilung über einen grossen Teil des Zellkörpers. Auf die Richtigkeit der Annahme, ob die Granula zu Centalkörpern in Beziehung stehen, deren Vorkommen in den Leberzellen allerdings strittig ist (M. Heidenhain, Niesing, Braus), will Arnold um so weniger schliessen, als wesentliche Differenzen vorliegen. Wollte man die Granula zu den retikulierten Apparaten (Golgi) rechnen, so müsste man sich zu der Vorstellung bekennen, dass es sich bei den retikulierten Apparaten nicht um in sich abgeschlossene und unabänderliche Einrichtungen handelt.

Arnold hebt hervor, dass er „an den Leberzellen weder ein mit den Gallenkapillaren, noch mit den Blutkapillaren in Verbindung stehendes präformiertes Kanalsystem nachzuweisen vermochte. Verwechslungen

mit in Rinnen und Buchten der Zellen aber extracellulär gelegenen Gallenkapillaren, sowie mit gequollenen intracellulären Granulaketten geben zu Täuschungen Veranlassung.“

Ausführlicher bringt Arnold seine Ergebnisse in einer weiteren Arbeit (Arnold 01 b) zur Darstellung.

Arnold (01b) kommt zum Resultat, dass in den Zellen der Leber die Plasmosomen und die aus ihnen hervorgegangenen Granula als morphologisch und funktionell wichtige Strukturbestandteile aufzufassen sind. Deren Darstellbarkeit an lebenden und überlebenden Zellen mittelst indifferenten Zusatzflüssigkeiten, der vitalen und supravitalen Färbung, der Isolierungsmethode, sowie an nach verschiedenen Methoden fixierten und tingierten Objekten darf in diesem Sinne verwertet werden. Besonders bemerkenswert ist in dieser Hinsicht ihr Verhalten bei dem Umsatz von Fett, Galle und Pigment. Dass es sich bei diesen Bildern nicht um einfache körnige Abscheidungen dieser Substanzen innerhalb des Zelleibs, sondern um einen Umsatz derselben durch Strukturbestandteile der Zelle handelt, ergibt sich aus ihrer ganzen Anordnung, ihrer Beziehung zu einander und zu Fäden, sowie aus der Übereinstimmung dieser Bilder mit denjenigen, welche man bei vitaler und supravitaler Färbung der Granula erhält. Erwähnung verdienen ferner die Granulagruppen, welche als „Nebenkörper“ bezeichnet wurden und die gleichfalls am Umsatz der genannten Stoffe beteiligt sind. Die Frage wird aufgeworfen, aber offengelassen, ob sie zu den „Centralkörpern“ in Beziehung stehen, oder mit „Nebenkernen“ oder den sog. „retikulierten Apparaten“ verglichen werden dürfen. Ihre Beteiligung am Stoffumsatz liesse sich am ehesten zu Gunsten der letzteren Vorstellung verwerten. Allerdings müsste man dann einräumen, dass die retikulierten Apparate nicht unveränderliche Gebilde sind, sondern dass unter gewissen Verhältnissen ein grosser Teil der Zelle eine solche Anordnung annehmen kann.

Der Auffassung, welche rundliche Gebilde in der Leberzelle als Sekretvakuolen, bzw. als intracelluläre Anfänge der Gallenkapillaren deuten will, kann Arnold nach seinen sehr eingehenden, auf diesen Punkt gerichteten Untersuchungen nicht beitreten. Für einen grossen Teil dieser rundlichen Gebilde konnte er den Nachweis führen, dass sie die extracellulär gelegenen Enden der intercellulären Gallengänge sind, welche in Buchten der Leberzellen eingebettet, von deren Substanz durch eine helle Umzäunung getrennt werden.

Doch will Arnold die Existenz von wirklichen Sekretvakuolen nicht leugnen. Allerdings verlangt er den Nachweis, dass es sich nicht um Verwechselungen mit den von Arnold geschilderten Bildern handelt.

Browicz (Krakauer Anzeiger 1900, daselbst Chuchanowskys Mitteilung) und Chuchanowsky nehmen an, dass die intracellulären Gallengänge im Kern ihren Ursprung nehmen, und dass dieser an den Sekretionsvorgängen einen aktiven Anteil nehme. Arnold hat an den Kernen niemals Beobachtungen gemacht, welche zu Gunsten einer solchen Annahme sich verwerten liessen; vielmehr vermutet er eine Verwechselung mit den „Nebenkörpern“, welche bei scharfer Abgrenzung gegen die Zellsubstanz eine gewisse Ähnlichkeit mit Kernen darbieten können.

Was das zweite System von Kanälchen anbelangt, das zu den Blutgefässen in Beziehung stehen und der Glykogenabfuhr dienen soll, so konnte sich Arnold niemals davon überzeugen, dass das Glykogen an Körner oder Fäden gebunden sei (Szubinsky).

Nach seinen Erfahrungen stellt Arnold „die Existenz irgend welcher vorgebildeten Kanalsysteme in der Substanz der Leberzelle in Abrede“.

„Selbstverständlich mögen bei der Anhäufung irgend welcher Substanz innerhalb der Zelle die zwischen den Strukturelementen gelegenen Räume eine Umwandlung und Erweiterung erfahren; diese aber als präexistente Kanäle zu deuten, dazu liegt keine Berechtigung vor. Dagegen sind zweifellos die aus der Umwandlung von Plasmosomen hervorgegangenen Granula und Granulaketten an der Umsetzung auch der Gallenbestandteile in hervorragender Weise beteiligt.“

Sternzellen: Arnold erwähnt, dass man an der äusseren Seite der Kupfferschen Sternzellen (Arnold ist es wahrscheinlich, dass es sich bei deren Gehalt an Fett und Pigment nicht ausschliesslich um phagocytäre, sondern auch um synthetische Vorgänge handelt) manchmal noch Gefässwand nachweisen kann, wie auch schon andere erwähnen. Arnold berührt auch die Möglichkeit, dass ähnliche Zellformen auch ausserhalb der Gefässe vorkommen.

Der Gehalt der verschiedenen intravasalen Zellformen an Fett, Pigment und Gallenfarbstoff-führenden Granula zeigt an, dass sie bei der Funktion der Leber in hervorragender Weise beteiligt sind.

„Ob wir bei der Deutung der Funktion der Plasmosomen und Granula ausschliesslich auf physikalische Eigenschaften Bezug nehmen dürfen, oder auch vitale in Rechnung bringen müssen, diese Fragen sind einer endgültigen Entscheidung zur Zeit noch nicht zugänglich. Zunächst wollen wir uns der Erkenntnis nicht länger verschliessen, dass Plasmosomen und Granula als morphologisch und funktionell wichtige Bestandteile mehr Berücksichtigung verdienen, als ihnen bisher im all-

gemeinen zu Teil geworden ist. Allerdings muss zugegeben werden, dass in Altmanns Granulalehre die hypothetischen Ausführungen die Bedeutung der Thatsachen zu verdunkeln geeignet waren. Es war ein schwerwiegender Irrtum des um die Granulaforschung so hochverdienten Gelehrten, dass er die von ihm beobachteten Granulaformen als die eigentlichen, mit der Eigenschaft von Bioblasten ausgestatteten Elementarorganismen der Zelle bezeichnete. In der That sind mittelst seiner Methoden nur einzelne Granulaformen darstellbar, welche aus der funktionellen Umwandlung von Mikrosomen des Zellprotoplasmas — den Plasmosomen — hervorgegangen sind. Sehr viele der letzteren gelangen nach den Altmannschen Methoden überhaupt nicht zur Wahrnehmung. Wir sind also schon in Anbetracht dieser Erfahrungen nicht berechtigt, die Altmannschen Granula als die eigentlichen Elementarorganismen, als die morphologischen Einheiten zu bezeichnen. Übrigens spricht Altmann selbst die Vermutung aus, dass er das „primäre Granulum“ nicht gesehen habe.“

Schmaus nimmt bekanntlich (siehe diese Ergebnisse Bd. 9, pag. 163) an, dass die essentiellen Bestandteile der Leberzellen als flüssig zu betrachten sind. Schmaus (00a und b) findet nun, dass eine tropfige Entmischung nicht bloss durch die Wirkung von Reagentien, sondern auch an der lebenden Zelle als periodischer Zustand vorkommt. Wahrscheinlich hängt dieselbe mit verschiedenen Funktionszuständen der Zelle zusammen, es handelt sich also um „funktionelle“ Strukturen im Sinne von Roux. In den Leberzellen ist die Entmischung am stärksten ausgesprochen und in Form grosser Tropfen vorhanden im Hungerzustand. Bei reichlicher Fetteinlagerung in den Zellen tritt sie, wenn auch weniger ausgesprochen, neben den Fetttropfen und von diesen leicht unterscheidbar auf. Bei Kohlehydratfütterung zeigen die stark glykogenhaltigen Zellen bei der frischen Untersuchung teils keine deutliche Entmischung, teils zwischen den Entmischungstropfen auffallend breite, opake Zwischenträume. Manchmal erscheinen die Zellen, abgesehen von dem etwa vorhandenen Fett, fast völlig homogen. Es spricht das im allgemeinen dafür, dass das Glykogen den Zellen nicht in Körnern oder Schollen, sondern in diffuser Form eingelagert ist und sich erst bei der Fixierung in Form von Schollen oder Körnern oder in Form eines Netzwerkes oder sonst eines Wabenwerkes niederschlägt.

M. Heidenhain (00) bildet eine Leberzelle von Proteus ab, die ein Strangwerk enthält, welches den Wert einer tertiären Zellstruktur hat (wenn man der Umwandlung des anfangs centrierten Plasmas in die reine Wabenform [durch Vakuolisierung] den Wert einer sekundären

Zellstruktur zuschreibt). Sehr deutlich sind hier glatte oder hautartige **Ansammlungen** von Protoplasma mit feinen Vakuolen ebenso wie die **aus der allgemeinen Vakuolisierung** sich herleitende rundliche Form der **Maschen**.

Ich kann nicht klar erkennen, inwieweit die von M. Heidenhain in der Leberzelle von Proteus beschriebenen Strukturverhältnisse den im Leben bestehenden Verhältnissen entsprechen und inwieweit sie nur A. Fischersche Bildungen darstellen.

Damit wären die Ergebnisse derjenigen Forscher, welche sich auf sicherem Boden befinden, dargestellt und ich wende mich nun zu einer Gruppe von Forschern, welcher wir zwar auch manche wichtige Beobachtungen verdanken, welche aber darin übereinstimmen, dass sie Lebern untersuchten, welche beim Menschen (durch Krankheiten) oder bei Tieren (infolge von der normale Leberthätigkeit verändernden Experimenten) verändert waren und dann die hier auftretenden Bilder (Artefakte etc.) dahin deuteten, dass dieselben soweit einer gesteigerten physiologischen Thätigkeit entsprechen würden, dass man daraus direkt Schlüsse auf die normale Thätigkeit der Leberzelle aufbauen könne. Dies ist aber eine Methode, welche namentlich, wenn sie kritiklos angewendet wird, wie dies vielfach geschehen ist, nur zu Fehlern führen kann, und deren Ergebnisse stets mit höchster Vorsicht zu prüfen sind. Möge es mir erlaubt sein, mit einigen Sätzen gegen die hernach zu besprechenden Irrlehren anzukämpfen.

1. Wenn wir einen Gallengang unterbinden oder von einem Gallengang oder der Gallenblase aus Galle in die Gallenwege der Leber einspritzen, so lange bis schliesslich die Galle (sei es die von den Leberzellen weiterhin gebildete oder die eingespritzte) die durch die Oberfläche der Leberzellen gebildeten Endgänge in der Leber sprengt und in die Lymphwege oder ins Blut gelangt, so haben wir es dabei nicht mit einer künstlich gesteigerten Erweiterung des Weges zu thun, auf welchen die Galle (in umgekehrter Richtung) unter normalen Verhältnissen abgegeben wird, sondern mit einem künstlich neugebahnten Weg, also einem Artefakt. Ob dabei die sich unter normalen Verhältnissen berührenden Seitenflächen der Leberzellen auseinander gedrängt werden, oder ob die Zellen selbst zerrissen werden, bleibt dafür gleichgültig.

2. Wenn wir die Verlegung des natürlichen Gallenabflusses nur soweit treiben, dass es nicht zur Ruptur kommt, sondern nur dazu, dass die die Galle absondernden Leberzellen die Galle an ihrer Oberfläche nicht mehr abzugeben vermögen und nunmehr Galle im Zellkörper selbst ablagern (wobei durch zusammenfliessende Tropfen verschiedenartige

Figuren entstehen können), so handelt es sich dabei nicht um ein Deutlichwerden von Räumen, welche etwa in der normalen Leberzelle präformiert wären, sondern um ein Neuauftreten von Räumen in der Leberzelle durch Ablagerung von fremden Stoffen (Gallenvorräte), also um ein Artefakt.

3. Dasselbe ist der Fall, wenn Gallenablagerungen in der Leberzelle nicht durch künstliche Verlegung des Gallenabflusses, sondern durch irgend einen pathologischen Vorgang bedingt werden, welcher die normale Thätigkeit der Leberzelle, vor allem die Gallenabgabe an der Leberzellenoberfläche in den epicellulär gelegenen Endgang (die Gallenkapillare) verhindert oder verändert.

4. Wenn wir vom Blut oder Lymphgefäßsystem aus Stoffe, seien es ungelöste Farbstoffpartikelchen oder ungelöste Partikelchen anderer Art enthaltende Flüssigkeiten, z. B. Blutkörperchen enthaltendes Blut in die Leber einführen und zwar in so gesteigertem Masse, dass diese Körper (Farbstoffpartikelchen oder Blutkörperchen) in die Leberzellen eindringen, so haben wir Artefakte erzeugt.

5. dasselbe ist der Fall, wenn nach Erkrankungen oder experimentell erzeugten Vergiftungen (sei es, dass diese Vergiftungen das Blut, die Blutgefäßwände, die Lymphräume oder die Leberzellen verändern) fremde Körper, z. B. Blutkörperchen in den Leberzellen gefunden werden.

6. Wenn jemand behauptet, die normale, nicht etwa von Leukocyten angefressene oder sonst veränderte Leberzelle eines erwachsenen Säugtieres (also die den Drüsenschlauch der Leber bildende gesunde Epithelzelle) enthalte rote Blutkörperchen, so hat sich derselbe entweder getäuscht oder er hat wissentlich eine Unwahrheit gesagt.

7. In der Leberzelle ist die Existenz von präformierten intracellulären Kanälchen (Ernährungs- oder Sekretionskanälchen) keinesfalls „nachgewiesen“. Eine derartige irrtümliche Annahme wird auch in keiner Weise durch ein etwaiges Vorhandensein von Sekrettröpfchen (Sekretvakuolen mancher Autoren) in der Leberzelle unterstützt; im Gegenteil würde der exakte Nachweis von Sekrettröpfchen in der Leberzelle nur beweisen, dass die Leberzelle in ihrem Bau und ihrer Thätigkeit mit anderen Drüsenzellen, z. B. den Speicheldrüsen, in denen sich gleichfalls Sekrettröpfchen (Sekretkörnchen) finden, übereinstimmt.

8. Präformierte Sekretwege liegen alle ausserhalb der Zelle und zwar, wie wir heute wissen, epicellulär; was intracellulär in Drüsenzellen der Wirbeltiere geschieht, sind Vorgänge, die nichts mit vorgebildeten Röhrensystemen oder sonstigen ähnlichen, auf Grund von Vorstellungen über den Sekretionsmechanismus, welche demselben in Wirklichkeit ganz

fremd und durchaus falsch sind, willkürlich in die Drüsenzellen hineinverlegten Bildungen zu thun haben.

Ich habe im vorausgehenden einige Sätze zusammengestellt, welche wir nicht verlassen dürfen, wenn wir nicht Gefahr laufen wollen, bei Spekulationen in grobe Selbsttäuschungen zu verfallen. Ich hielt es für notwendig, thesenartig diese Sätze aufzustellen, welche normale Anatomie über gewisse Strukturverhältnisse der Leberzelle als sichere Grundlage erkannt hat und nun festhalten will und verteidigen muss, wenn von irgend wem daran gerührt wird. Aufs energischste gegen die Missdeutungen aufzutreten, welche gewisse Befunde an der Leberzelle seit einigen Jahren erfahren haben, scheint durchaus erforderlich, da auch neuerdings wieder von mehreren Autoren, von denen einige sich über das, was wir wissen, recht unklar sind, sogar in angesehenen Zeitschriften Beiträge eingereicht wurden und Aufnahme fanden, bei deren Lektüre wahre Wissenschaft trauernd ihr Haupt verhüllen muss.

Ich wende mich zunächst zu denjenigen Arbeiten von Browicz, welche erschienen sind, seit ich zuletzt (im 9. Bd. dieser Ergebnisse pag. 160 ff.) dargelegt habe, was ich von den Ergebnissen und namentlich den Deutungen dieses Forschers denke.

Von den beiden aus dem Jahre 1900 zu besprechenden Leberarbeiten von Browicz versucht die erste (Browicz 00a) das Vorhandensein der perivaskulären Lymphräume im Leberläppchen anzuzweifeln, die zweite dagegen (Browicz 00b) bedeutet insofern einen kleinen Fortschritt, als Browicz nicht mehr darauf zurückkommt, dass die Wand der wie sämtliche Drüsenendgänge bekanntlich von der Oberfläche der Drüsenzellen, also hier der Leberzellen gebildeten Gallenkapillaren eine zellige Struktur haben könnte, was ihm früher (vergl. den 9. Band dieser Ergebnisse pag. 162) nicht unmöglich erschien.

Es ist mir nicht recht verständlich, warum sich Browicz (02a) in einer weiteren Arbeit gerade gegen Heinz (des letzteren Ergebnisse siehe unten) wendet, der „innerhalb der Leberzellen nie ganze rote Blutkörperchen finden konnte“. Browicz hat sich mit seiner Behauptung, dass er in physiologischem Zustande in normalen Lebern von Hunden während der Verdauung ohne Zuthun irgend eines schädlichen Einflusses, im Cytoplasma als auch im Kerne der Leberzellen wohlerhaltene, ganze Erythrocyten finde, doch nicht mehr mit Heinz, als mit allen denjenigen, welche unser heutiges mikroskopisches Wissen geschaffen haben und erhalten wollen (also von Koelliker herunter bis zum jüngsten histologischen Assistenten) abzufinden.

Weiter hebt Browicz hervor, was den Lesern dieser Ergebnisse bereits bekannt ist, dass die Browiczschen Zellen in den Blutkapillaren der Leber mit den Sternzellen Kupffers identisch, also nichts Neues sind.

In zwei weiteren Leberarbeiten erzählt Browicz (02b und 02c) von neuem das Märchen vom doppelten Kanälchensystem der Leberzelle. (Gallenkanälchen und Ernährungskanälchen, letztere in Zusammenhang mit den Blutkapillaren). Nach Browicz bilden die an den Schäferschen Präparaten (siehe die folgende Arbeit) konstatierbaren Bilder einen unzweideutigen Beweis für die Richtigkeit der Browiczschen Beobachtungen und Schlüsse.

In der zweiten der beiden Arbeiten sucht sich Browicz gegen die Einwände zu verteidigen, welche seine Lehre neuerdings von seiten von Arnold (siehe oben) gefunden hat, ja er erwähnt sogar meinen Namen (allerdings ohne Litteraturnachweis) unter den verneinenden Stimmen. Was aber Browicz mir entgegenzustellen weiss, sind nichts als die von Browicz sogenannten „Bilder intracellulärer Gallenkanälchen an entsprechend gewähltem Material“. Dass ich dieses Artefaktenmaterial für mich und die Leser dieser Ergebnisse nicht für „entsprechend“ halte, wird jedem einleuchten, der die oben von mir aufgestellten acht Thesen gelesen hat.

Browicz fährt also fort, Heftchen um Heftchen herauszugeben, in welchen immer dieselbe Irrlehre figuriert, die in folgenden gesperrt gedruckten Sätzen gipfelt:

„Die Existenz intracellulärer Kanälchen ist also in der Leberzelle sowohl mittelst künstlicher Injektion, als auch auf Grund physiologischer, pathologischer und experimentell hervorgerufener Bilder der Leberzelle dargethan.“ (Browicz 02c) und: „Die Leberzelle ist demnach die einzige tierische Zelle, in welcher die Existenz intracellulärer Kanälchen, und zwar sowohl Ernährungs- als auch Sekretionskanälchen, welche bis in den Kern hineinreichen, nachgewiesen ist.“ (Browicz 02b und ähnlich 02c).

Meine Leser werden nun vielleicht sagen, was ist uns Browicz? Lassen wir ihn doch von seinen Kanälchensystemen erzählen und wenden wir uns zu reellen Dingen. So denken aber leider nicht alle Autoren, ja meine im 9. Bande dieser Ergebnisse ausgesprochene Befürchtung ist bereits eingetroffen und verschiedene Forscher haben, ohne Beachtung meiner Warnung, den Browiczschen Darstellungen vertrauend, auf dem trügerischen Boden weiter gebaut. So ist E. A. Schäfer ganz und gar den Browiczschen Deutungen zum Opfer gefallen.

E. A. Schäfer (02) hat die Browiczschen Deutungen eines eigenen Aufsatzes im anatomischen Anzeiger für wert gehalten, in dem er ausspricht, dass er mit Browicz der Ansicht sei, es finden sich in der Leberzelle Kanälchen, welche direkt mit den Blutgefässen kommunizieren. Diese irrtümliche Deutung unterlegt Schäfer Präparaten, welche früher von Carlier und Simpson bei Rutherford angefertigt worden waren. Rutherford selbst, dem die Präparate seiner Zeit gezeigt wurden, war wie aus der Arbeit Schäfers hervorgeht, offenbar vorsichtiger in der Deutung der interessanten Befunde, welche das Präparat zeigt, indem er Carlier überhaupt nicht über dieselben publizieren lassen wollte. Rutherford erkannte offenbar, dass hier in den von der Vena portae aus mit Karminleim injizierten Leberzellen ein Artefakt vorliege. (Oppel.)

Mögen sich doch alle Leser dieser Ergebnisse ermahnen lassen, ja recht vorsichtig zu sein in der Deutung von in Zellen künstlich injizierten oder in Zellen pathologisch abgelagerten Stoffen.

Eppinger (02) giebt Beiträge zur normalen und pathologischen Histologie der menschlichen Gallenkapillaren. Seit wir wissen, dass die Gallenkapillaren, wie alle Drüsenendgänge, epicellulär liegen, haben Ausführungen von Autoren, welche die Frage ventilieren, ob die Gallenkapillaren intercellulär oder intracellulär liegen (wie dies Eppinger thut), ganz an Interesse verloren. Die Kenntnis und Beurteilung der modernen Leberliteratur Eppingers charakterisiert sich auch durch den Umstand, dass derselbe die Arbeiten von Browicz „bedeutsam“ nennt und der Ansicht ist, dass Browicz „ein grosses Verdienst um die Histologie der normalen menschlichen Leber“ zukomme. Übrigens kommt Eppinger, was gewiss anerkannt werden soll, in verschiedenen Punkten zu Anschauungen, welche den von Browicz vertretenen diametral entgegengesetzt sind.

Zu erwähnen ist ferner, dass Eppinger das innige Anschmiegen der Sternzellen der menschlichen Leber, die er dem Endothel der Pfortaderverzweigungen angehören lässt, an die Leberzellen, wie es von v. Kupffer in seiner jüngsten Arbeit dargestellt wurde, nicht sehen konnte: er sah vielmehr ein deutliches Spatium dazwischen.

Szubinski (99 a), der eine ikterische Leber mit starker Granuläratrophie untersuchte, gelang es, an Flemmings Safraninpräparaten zwischen den ausserordentlich stark verfetteten Zellen der Inseln besser erhaltene Zellen mit deutlich braunrotem, den Kern umspinnenden und Knotenpunkte aufweisenden Netzwerk darzustellen, d. h. Figuren zu finden, welche durchaus den von Nauwerck veröffentlichten Bildern entsprechen. Auch durch das Tierexperiment vermochte Szubinski

bei Gallenstauung in der Leberzelle zunächst Tröpfchen zu beobachten, die späterhin zu Schleifen zusammentreten, und endlich entstehen die keulenförmigen, winkligen u. s. w. Konkretionen in der Zelle von hellen Räumen umgeben. „Diese hellen Räume sind allein schon Beweis genug, dass es sich hier um erweiterte, vorgebildete Abflussröhrchen in der Zelle handelt.“ Die v. Kupfferschen Sekretvakuolen sind Sammelreservoir für die feinen Kanälchen.

Auch Stroebe nimmt, wie Szubinski mitteilt, mit Meder, Marchand und Nauwerk auf Grund seiner Befunde ein Kanälchennetz in der Leberzelle für die Galle an und erklärt die Degeneration der Zelle als eine Folge übermässiger Gallenstauung in den Kanälchen.

Weitere Untersuchungen (ausser Gallenstauung wurde auch noch eine Lymphstauung erzeugt) führten Szubinski zu folgender Anschauung: In der Leberzelle giebt es zwei Ausführungssysteme: 1. Das Gallensystem, 2. das Glykogensystem. Beide sind scharf voneinander getrennt. Das Glykogensystem hat seinen Anfang in der Umgebung des Kerns, und von hier aus ziehen feinste, zarteste Röhrchen durch den Zellleib nach allen Richtungen vielfach geschlängelt hindurch zu den Blutkapillaren. Das Gallenkanälchensystem besteht aus derberen Röhrchen, die bei der Stauung sich vakuolenartig ausdehnen, und steht mit den v. Kupfferschen Sekretvakuolen und somit mit den Gallenkapillaren in Verbindung. Das Gallenausführungssystem der Leber hat also seinen Anfang in der Leberzelle selbst, während das Glykogensystem eine accessorische Einrichtung für die Blutbahn ist.

Mir erscheinen die Anschauungen Szubinskis anatomisch schlecht fundiert, worauf ich die Pathologen für welche die Arbeit Szubinskis geschrieben ist, aufmerksam machen möchte, da dieses schlechte Fundament gewiss auch die für den Pathologen wichtigen Ergebnisse der Arbeit beeinträchtigen wird. Die anatomischen Anschauungen von Nauwerck, Fraser oder gar die von Szubinski (99 b) in einem Nachtrag zu seiner Arbeit herangezogenen Anschauungen von Browicz über die Anatomie der Leberzelle, können, wie dies in meinen heutigen und früheren Ausführungen in diesen Ergebnissen aufs ausdrücklichsste dargethan wurde, keine zuverlässige anatomische Basis für pathologische Untersuchungen abgeben.

Fütterer (00) kommt nach Untersuchung eines Falles von primärem Krebs der menschlichen Gallenblase zu folgenden Resultaten: 1. Die Wurzeln des Gallengangsystems liegen in der Leberzelle als intraprotoplasmatische Kanälchen, welche besonders den Kern umgeben und im Protoplasma Netze bilden. 2. Ein intranukleäres Kanälchen-

system, welches mit dem intraprotoplasmatischen kommuniziert, scheint nicht zu existieren. 3. Die intraprotoplasmatischen Kanälchen stehen in direktem Zusammenhange mit den Gallenkapillaren. 4. Unter normalen Verhältnissen sind die intraprotoplasmatischen Kanälchen nicht sichtbar, und wenn sie unter pathologischen Verhältnissen (bei Gallenstauung) sich erweitern und sichtbar werden, so geschieht das auf Kosten der Substanz und des Lebens der Zelle. 5. Während das Protoplasma unter diesen Verhältnissen schnell zu Grunde geht, bleibt der Kern auffallend lange erhalten. 6. Die Galle wird innerhalb der Leberzelle in Form kleinster Tröpfchen in die intraprotoplasmatischen Gallenkanälchen ausgeschieden und sammelt sich zuerst in der Umgebung des Kernes an.

Fütterer hebt ausdrücklich hervor, dass dasselbe intracelluläre Kanälchensystem schon von Nauwerck beschrieben wurde. Dagegen stimmt Fütterer nicht überein mit Browicz, welcher ein intranukleäres Kanälchensystem annimmt. Fütterer schliesst sich der Ansicht von Browicz an, dass die v. Kupfferschen Vakuolen nichts weiter sind, als Querschnitte von Knotenpunkten der intraprotoplasmatischen Kanälchen. Heinz (01 a), welcher die Gallenkapillaren der Leber an Gefrierschnitten nach Formolbehandlung untersuchte (Kaninchenleber) giebt Zahlenangaben über die Dimensionen von Leberzellen, Leberzellkernen und Gallenkapillaren. Netzbildung der Gallenkapillaren ist in der Kaninchenleber, wie auch Heinz erkennt, reichlich. An den der Gallenkapillare zugewandten Rändern (also der „Oberfläche“ Oppel) der Leberzelle beschreibt Heinz Auszackungen, welche er als den Ausdruck von in den Zelleib eindringenden feinsten Seitenästchen der Gallenkapillaren auffasst, — Heinz fügt bei — also von sog. „Sekretvakuolen.“ (Offenbar handelt es sich dabei um Ektoplasmaverdichtungen, wie sie namentlich an der Froschleber bekannt sind. Ref.)

Das was in den ungefärbten und gefärbten Präparaten von Heinz zur Darstellung gelangt, ist keinesfalls die „Sekretvakuole“ selbst (besser würde man sagen Sekrettropfen, Körnchen etc.), sondern wenn es sich hier überhaupt um Sekret handelt, die Wand des Raumes, innerhalb welcher der Tropfen liegt. Und diese Wand wird zweifellos von Zellprotoplasma gebildet. Heinz Bilder sind also als Zeichnungen im Protoplasma nahe der Oberfläche der Zelle aufzufassen. Dass sich hier Vorstufen des Sekretes oder Tröpfchen des Sekretes selbst finden würden, wäre gewiss nicht erstaunlich, man denke an die Granula anderer Drüsenzellen. Nur muss man sich hüten, derartige Bilder

mit präformierten Sekreträumen zu verwechseln, sonst läuft man Gefahr zu den Phantastereien von Browicz u. a. zu gelangen.

Dass Heinz die bei der Lektüre Browiczscher Arbeiten nötige Reserve jedoch nicht ausser Acht gelassen hat, zeigt eine zweite Arbeit von Heinz (01b).

Nach Anwendung von Blutkörperchengiften (Phenylhydrazin und seine Derivate) findet Heinz (01b), dass die veränderten roten Blutkörperchen, bzw. ihre Zerfallsprodukte hauptsächlich in Milz, Leber, Lymphdrüsen und Knochenmark aufgespeichert werden. In den Leberzellen von Kaninchen findet man reichlich gelbes, körniges, zum Teil die Eisenreaktion gebendes Pigment. Dagegen hat Heinz nie innerhalb der Leberzellen (Kaninchen, Huhn) ganze rote Blutkörperchen finden können, wie dies Browicz nach Injektion von (Blutkörperchen auflösender) Hämoglobininlösung in das Gefäßsystem von Hunden beschrieben hat. Nach Heinz's Beobachtungen wird von den Leberzellen gelöster Blutfarbstoff aufgenommen, der sich dann in ihnen zu körnigem Pigment niederschlägt.

Die körperlichen Blutelemente werden dagegen in den mesenchymatischen Gewebsanteilen der Leber festgehalten, in Bindegewebszellen des interacinösen Gewebes und namentlich in den Endothelien der Lebergefäße (Kaninchen, Huhn). Es bestätigt sich also die von v. Kupffer den Endothelzellen der Leberzellen (seinen Sternzellen) zugeschriebene Thätigkeit zur Phagocytose. Milz und Leber sind diejenigen Organe, in denen Blutkörperchen und Blutkörperchentrümmer aus dem Blute fortgeschafft werden. Damit dies geschehen könne, müssen die Bluttrümmer zunächst in den feinsten Gefäßverzweigungen festgehalten werden. Dies erfolgt durch die Endothelauskleidung dieser feinsten Gefäße, aber wie bemerkt, nicht in allen Organen, sondern vorzugsweise in Leber und Milz. Die Ursache ist die — zum Teil auch morphologisch nachweisbare — spezifische Organisation der Gefäßendothelien dieser Organe.

Die Arbeit von Heinz bedeutet also in der Beurteilung der Browiczschen Irrlehren einen Fortschritt zum Besseren. Nicht nur von mir allein, sondern auch von anderer Seite (vergl. z. B. Steinhaus in Schwalbes Jahresbericht, N. F., Bd. 5, Abt. III, pag. 276 f., auch Fütterers, Eppingers, v. Ebners und Arnolds oben wiedergegebene Ausführungen) wurde Browicz entgegengetreten. So steht zu hoffen, dass die Ansichten über die Leberzellen auch in den Zeitschriften über pathologische Anatomie bald wieder auf gesunden Boden ge-

langen werden, wozu ja durch die Arbeit von Arnold (01b) bereits der Anfang gemacht ist.

Endlich möchte ich hier noch Beobachtungen von Holmgren an Leberzellen und anderen Drüsenzellen anreihen, betreffend das sog. Trophospongium, Beobachtungen, über welche heute ein Urteil zu fällen noch verfrüht wäre. Holmgren (02) gelang es (wie in den anatomischen Heften, Bd. 18, H. 2, 1901, Beiträge zur Morphologie der Zelle, I. Nervenzellen, zu ersehen ist) durch eine besondere Methode (Trichlor-Essigsäure-Fixierung und Färbung mit Weigerts Elastinfarbe; jetzt ergab sich, dass eine 5%ige Lösung von Trichlor-Milchsäure, wenigstens in Bezug auf die spinalen Nervenzellen und die Pankreaszellen, noch „schönere“ Bilder des Trophospongiums giebt, als Trichlor-Essigsäure) darzulegen, dass an den Nervenzellen höherer Wirbeltiere verzweigte Ausläufer den Nervenzellen dicht anliegender, multipolar gestalteter, interstitieller Zellen in die Nervenzellen hineindringen, um hier eventuell ein dichteres oder lockeres Netz zu bilden. Dieses ursprünglich von aussen her eindringende Netz hat Holmgren als „Trophospongium“ der Nervenzellen bezeichnet, weil er gefunden hat, dass dasselbe gewiss mit den Stoffwechselprozessen dieser Zellen zu thun hat. Ähnliche Trophospongien hat Holmgren auch in anderen Zellkategorien wiedergefunden: an Deciduazellen, an Drüsenzellen von Pankreas, Darm und Leber etc. Holmgren giebt Abbildungen und Beschreibungen vom Pankreas einer *Salamandra maculata* und eines *Erinaceus*, von der Leber eines *Erinaceus*, von einer Duodenalkrypte einer erwachsenen Katze. In den Pankreaszellen finden sich intracelluläre Netze, die kanalisiert werden können. Hier und da findet man, dass sie aus den Inter-cellularspatien in die Drüsenzellen hineindringen. Äusserst bemerkenswert ist, dass dieses intracelluläre Netz niemals in anderen Teilen der Drüsenzellen auftritt, als zwischen Kern und Drüsenlumen. Das Netz liegt also nur in dem Teil des Drüsenkörpers, wo sich die eigentlichen sekretorischen Prozesse abspielen. Dies spricht dafür, dass das Trophospongium eine trophische Einrichtung der Zelle ist. In den Ausführungswegen der Pankreasdrüsen treten keine Trophospongien auf.

Die Leberzellen sind mehr oder weniger reichlich durch Kanälchen durchbohrt, welche teilweise korkzieherförmig gewunden oder in parallelem Verlaufe dicht nebeneinander liegend, gewiss einem Trophospongium angehören und nicht mit den Gallenkapillaren in Zusammenhang stehen. Sie entleeren sich in den perivaskulären Umgebungen. Es erscheint Holmgren nicht unwahrscheinlich, dass das intracelluläre Netz, aus dem die Saftkanälchen ausgehen, in der That den multipolar ge-

stalteten v. Kupfferschen Sternzellen angehören. In der Duodenalkrypte (offenbar sind Lieberkühnsche Drüsen gemeint) der erwachsenen Katze sind alle Zellen mit einem dem „Trophospongium“ ähnlichen Netze ausgestattet, das zwischen Kern und Lumen auftritt. Ähnliche Verhältnisse sind auch in den Duodenaldrüsen (offenbar sind Brunnersche Drüsen gemeint) vorhanden. Sehr bemerkenswert ist, dass man im Oberflächenepithel des Darmes solche Netze vermisst.

Zu der Lehre vom Trophospongium hat bereits Browicz (02c) Stellung genommen. Er glaubt, dass innerhalb des Leberzellen-Parenchyms ein Gerüst besteht (Holmgrens Trophospongium), in welchem die Browiczschen intracellulären Kanälchen verlaufen, sodass dadurch ein schwammiger Bau entsteht. Innerhalb der Maschen dieses schwammigen Gerüsts sind die übrigen Bestandteile der Zelle eingelagert.

Holmgren verspricht eine weitere Schilderung seiner hier nur skizzierten Befunde. Vielleicht wird derselbe uns dann auch die Unterschiede der von ihm erhaltenen Bilder von den Phormien, mit denen immerhin einige Ähnlichkeit zu bestehen scheint, noch beweisender darthun.

Ich selbst möchte mit einem Urteil über das Trophospongium zurückhalten, bis Nachuntersuchungen vorliegen, zu welchen ich umsomehr auffordern möchte, da ich zur Zeit nicht in der Lage bin, solche mit der Methode Holmgrens vorzunehmen.

Gallenblase, Gallengänge, Vasa aberrantia.

Sudler (00 und 01) bringt den feineren Bau der Gallenblase bei verschiedenen Säugetieren und dem Menschen zur Darstellung unter Beifügung verschiedener Abbildungen, darunter eine Rekonstruktionsfigur der Wand der Gallenblase vom Hund, die in der Art der berühmten Mallischen Rekonstruktionsfiguren den Verlauf von Blut und Lymphgefäßen in den verschiedenen Schichten in plastischer Weise veranschaulicht. Eingehende Schilderung finden die Dicke der Wand und deren einzelne Schichten, sowie deren Zusammensetzung, ferner die Blutgefäße, Lymphgefäße und Nerven unter Berücksichtigung der einschlägigen Litteratur.

Bolay (99) untersuchte die Drüsen der Gallenblase des Menschen aus allen Altersstufen und kommt zu folgenden Resultaten. Die Wände der Gallenblase verändern sich sehr rasch nach dem Tode. In der Schleimhaut des grösseren Teiles der normalen Gallenblasen, wahrscheinlich in allen, finden sich einige acinöse Drüsen; dieselben

wechseln individuell an Zahl. Diese Drüsen haben nichts mit den Schläuchen von Luschka zu thun. In 29 untersuchten normalen Gallenblasen fanden sich 6 mal diese acinösen Drüsen, 18 mal schlauchförmige Drüsen und 3 mal die Drüsenbildungen Luschkas. In 8 Fällen fanden sich keine Drüsen, in letzteren Fällen war jedoch die Gallenblase am meisten verändert und Bolay glaubt, dass bei Fortsetzung der Untersuchungen und wenn die Gallenblasen in einem besseren Erhaltungszustande gewesen wären, sich Drüsen, besonders acinöse Drüsen, in einer viel grösseren Anzahl von Gallenblasen gefunden hätten.

Cavalié (01) hat die Arterien der Gallenblase beim Menschen untersucht und kommt zu folgendem Resultat: Die Arteria cystica giebt beim Menschen Zweige zur Gallenblase und zur Leber ab. Die Zweige zur Gallenblase ordnen sich in drei Netze, welche zahlreiche Arkaden bilden: 1. ein feines subseröses Netz; 2. Netz der Fibro-muscularis; 3. Netz der Mukosa. — Die Zweige zur Leber oder Arteriae cystico-hepaticae sind dreierlei Ordnung: subseröse, subkapsuläre, hepaticae propriae. Sie anastomosieren mit den Verzweigungen der Arteria hepatica.

Livini (99) untersuchte die elastischen Fasern der Gallenblase und der Gallengänge beim Menschen.

Gallenblase. In der menschlichen Gallenblase besitzt Mukosa und Serosa reichlich elastische Fasern, während die Tunica intermedia oder cellulosa derselben ermangelt.

Gallengänge. In den grossen Gallengängen der menschlichen Leber sind die elastischen Fasern sehr reichlich. Im Ductus choledochus überwiegen die elastischen Fasern in den oberflächlichen Schichten. Unter dem Epithel findet sich eine Bindegewebsschicht, welche grösstenteils aus sehr dichten und in komplizierter Weise verflochtenen elastischen Fasern besteht. Auch peripher finden sich zahlreiche elastische Fasern, aber im Verhältnis weniger reichlich als in der besprochenen Schicht. Zwischen der peripheren Schicht des Ductus und dem umgebenden Bindegewebe findet sich keine scharfe Grenze.

Cabibbe (00) untersuchte Gallenblase und Ductus choledochus bei *Cavia cobaya*, *Lepus cuniculus*, *Mus musculus*, *Canis familiaris* und kommt zum Resultat: 1. Das die Gallenblase und den Ductus choledochus auskleidende Epithel ist einfach cylindrisch, und besteht allein aus protoplasmatischen Zellen, niedriger bei der Maus als bei den übrigen untersuchten Tieren und ohne gestreiften Randsaum. 2. In Gallenblase und Choledochus aller untersuchten Tiere finden sich Epitheleinstülpungen, welche nach der Identität der Struktur ihres Epithels mit dem der Höhle, in die sie münden, nach ihrer wechselnden

Form nicht für Drüsenschläuche gehalten werden dürfen. Cabibbe erklärt diese Einstülpungen als nicht vollständig entwickelte primitive Leberschläuche, wie Giannelli die von ihm im Ductus Wirsungianus beschriebenen Einstülpungen als primitive Pankreasschläuche auffasst.

3. Spärliche Schleimdrüsenschläuche existieren nahe der Darmmündung des Choledochus. In Gallenblase und Choledochus der untersuchten Tiere ausser Maus finden sich Muskelzellen, bei denen die cirkuläre Richtung vorherrscht.

Über das Verhalten der Gallengänge bei *Lutra vulgaris* liegen bisher erst zwei Beschreibungen in der Litteratur vor, nämlich von Lorenzini 1678 und von Alessandrini 1838, Burne (99) beschreibt dasselbe unter Beigabe einer Abbildung makroskopisch genau. Es kommt an Stelle des Ductus cysticus zur Bildung eines Netzwerkes von Gängen, welche an einem allgemeinen von den Ductus hepatici gebildeten Netzwerk teilnehmen. Es sind 20 oder mehr Ductus hepatici. Nahe dem Darm werden die Anastomosen weniger zahlreich und hören schliesslich auf, sieben unabhängige Gänge übrig lassend, welche nach kurzem Verlauf auf der Spitze eines starken gemeinschaftlichen Gallenganges münden, der wie gewöhnlich von der Darmwand vorspringt. Dieser Ductus nimmt also den Ductus pancreaticus an einem Punkte nahe der Darmwand auf.

Ein ähnliches Netzwerk wie das von der Otter, aber besonders von den Gallenblasengängen gebildet, kommt sehr allgemein unter den Schlangen vor, und eine Andeutung davon findet sich bei den Krokodilen.

Stoianoff (00) fasst die Ergebnisse seiner Untersuchungen über den Bau der Gallenwege beim Hunde, welche ausschliesslich den Ductus choledochus in seinem intraparietalen Verlauf betreffen, folgendermassen zusammen. Dort wo der Ductus choledochus das Duodenum erreicht, schliesst er in seiner Tunica externa zerstreute Bündel von glatten längsverlaufenden Muskelfasern ein. Er durchbohrt die Längsmuskelschicht des Darmes mit einer runden Öffnung, welche im Durchmesser die Dicke des Kanals (in einem der abgebildeten Schnitte 3 mm) beträgt. Das Verhalten an der Ringmuskelschicht ist ein komplizierteres und es muss darüber auch auf die Originalarbeit und die derselben beigegebenen Abbildungen verwiesen werden. Der Ductus choledochus verläuft, nachdem er die Ringmuskelschicht durchbrochen hat, in einem Muskelkanal, dessen Bildung von den Ringfasern des Darmes abhängig ist. Von der inneren der beiden hier vorhandenen ringförmigen Schichten dringen Bündel in die Tunica externa des Choledochus hinein und ordnen sich, indem sie die Richtung wechseln, parallel zur Länge dieses

Kanals. Diese Bündel tragen zur Bildung der Muskulatur der Tunica externa oder fibromuscularis des Choledochus bei. An der Mündungsstelle des Ductus choledochus in das Duodenum kreuzen sich die Elemente, welche die Muscularis mucosae bilden, untereinander, gelangen zur Oberfläche des Choledochus und setzen sich fort, teils mit der eigentlichen Ringschicht dieses Kanals (innerer Kranz), teils mit den Längsbündeln der Tunica externa des Choledochus. Beim Hund ist die Grenze zwischen der Vaterschen Ampulle und dem übrigen Gang wenig ausgesprochen. Man erkennt indessen die Vatersche Ampulle an der beträchtlicheren Höhe der Fransen, welche die Innenfläche des Kanals auskleiden. In den ampullären Teil mündet häufig der accessorische Pankreasgang. Die Dicke der Muskelwände des Choledochus nimmt progressiv von seiner Durchtrittsstelle bis zur Mündung in den Darm ab. Im Gegensatz zu manchen anderen Tieren (Pferd) existiert kein deutlicher ringförmiger Sphinkter, besonders an dem Punkte wo der Choledochus die Vatersche Ampulle bildet; aber der ganze Kanal könnte einem in der Fläche ausgebreiteten Sphinkter ähnlich gefunden werden, welcher seine Verbindungen mit der Ringschicht des Darmes, welcher er entstammt, bewahrt hat.

Barpi und Tornello (01) geben eine eingehende Beschreibung der Vasa aberrantia in der Leber von Pferd und Esel. Die Bedeutung der Vasa aberrantia erörtern sie an der Hand der Litteratur und kommen schliesslich zum Resultat, dass die Vasa aberrantia Gallengänge sind, welche offenbar die Folge von Atrophie und Schwund des Leberparenchyms sind, in welchem liegend sie während der ersten Periode des Lebens des Tieres gefunden werden, ganz entsprechend der Erklärung von Sappey, Beale, Toldt und Zuckerkandl und zum Teil auch von Theile, und es scheint, dass sie mit einer gewissen Funktion ausgestattet sind, obgleich sie sich ausserhalb der Lebersubstanz finden, und das durch die Entwicklung des Epithels, welches ihr Lumen auskleidet. Auch ergab sich, dass man hier und da zwischen den Vasa aberrantia atrophirtes Leberparenchym findet, welches Inseln bildet, die vollständig unabhängig von der eigentlichen Lebersubstanz sind und welche sich während des ganzen Lebens des Individuums erhalten. Anastomosen der Vasa aberrantia konnten dagegen Barpi und Tornello in der Leber der untersuchten Solipedier nicht konstatieren, solche finden sich nur in Arkadenform am terminalen Ende dieser Vasa und besonders an den Punkten, wo sich dieselben innerhalb der Ligamente befinden.

An anderer Stelle berichtete Barpi (01) kurz über seine Untersuchungen betreffend die Vasa aberrantia der Leber der Solipedier und zeigt, dass diese Vasa hier sehr deutlich besonders im Ligamentum sinistrum sind. Durch Injektion liessen sich Vasa aberrantia in der Tunica adventitia der Vena portae und im Centrum phrenicum des Diaphragmas nachweisen. Barpi bekämpft die Ansicht von der Anwesenheit von Drüsenbildungen in Vasa aberrantia mittleren und kleinen Kalibers und hält die Ansicht aufrecht, welche dieselben für Gallengänge hält, freigelegt durch Atrophie und Verschwinden der Lebersubstanz.

IV.

Atmungs-Apparat.

Von

Albert Oppel, Stuttgart.

**Phylogenie der Atmungsorgane der Wirbeltiere (Kehlkopfknorpel und Lunge);
Atmungsapparat der niederen Wirbeltiere (Kiemen der Fische, Atmungs-
apparat der Amphibien, Nervenendigungen in der Lunge, Pleura
der Vögel); Atmungsapparat der Säugetiere und des Menschen (Kehlkopf, Drüsen
der Atmungswege, Elastisches Gewebe des Atmungsapparates,
Lunge).**

Litteratur:

- Benham, W. B. (01), On the Larynx of certain Whales (Cogia, Balaeoptera and Ziphius). 4 Taf. Proc. Zool. Soc. London. Vol. 1. Part. 2. pag. 278—300. 1901.
- Bertelli, D. (01), Sviluppo e conformazione delle pleure negli uccelli. Monit. Zool. Ital. Anno 12. Nr. 4. pag. 96—103; Nr. 5. pag. 118—128. 1901.
- Biétreix, E. (95), Étude de quelques faits relatifs à la morphologie générale du système circulatoire, à propos du réseau branchial des poissons. Thèse méd. de Paris. 1895. (Siehe dort weitere Arbeiten desselben Autors.)
- Bloch, Leopold (00), Schwimmblase, Knochenkapsel und Weberscher Apparat von *Nemachilus barbatulus* Günther. 2 Taf. u. 12 Textfig. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 34. (N. F. Bd. 27.) H. 1. pag. 1—64. 1900.
- Bonheim, P. (01), Über die Entwicklung der elastischen Fasern in der fötalen Lunge. Mitt. a. d. Hamb. Staatskrankenanstalt. III. 4. pag. 675. 1901.
- Bonne, Ch. (01a), Sur la structure des glandes bronchiques. 7 Fig. Bibliogr. Anat. T. 9. Fasc. 3. pag. 97—128. 1901.
- Derselbe (01b), Note sur la structure des glandes bronchiques. Compt. rend. de l'Assoc. des Anatomistes. Sess. 3. Lyon. 1901. pag. 255—257. Nancy. 1901.
- Bridge, T. W. (00), The air-bladder and its connection with the auditory organ in *Neopterus borneensis*. 2 Taf. Journ. Linn. Soc. Zool. Vol. 27. Nr. 178. pag. 508—540. 1900.

- Bruner, Henry L. (01), The Smooth facial muscles of Anura and Salamandrina, a contribution to the Anatomy and Physiology of the respiratory Mechanism of the Amphibians. Mit 2 Taf. Morph. Jahrb. Bd. 29. H. 3. pag. 317—364. 1901.
- Citelli, S. (01), Étude sur la structure de la muqueuse laryngienne chez l'homme. Archivi italiani di Laringologia. Ann. 21. 1901. (Berücksichtigt nach dem Referat von Fusari in: Arch. ital. de biol. Tom. 36. Fasc. 3. pag. 478—479. 1901.)
- Faussek, Victor (02), Beiträge zur Histologie der Kiemen bei Fischen und Amphibien. Mit 1 Taf. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Bd. 60. H. 1. pag. 157—174. 1902.
- Gaupp, Ernst (01), A. Eckers und R. Wiedersheims Anatomie des Frosches. Auf Grund eigener Untersuchungen durchaus neu bearbeitet. 3. Abt. 1. Hälfte. Lehre von den Eingeweiden. 438 pag. Mit 95 Abb. Braunschweig. 1901. (D. Organa respiratoria propria. pag. 164—205.)
- Gegenbaur, Carl (01), Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. 2. Bd. Darmsystem und Atmungsorgane, Gefäßsystem, Harn- und Geschlechtsorgane (Urogenitalsystem). Mit 355 Fig. im Text und dem Register für beide Bände. 696 pag. 1901.
- Giacomini, E. (00a), Sulla struttura delle branchie dei Petromizonti. (Rendic. Unione Zool. Ital. Bologna.) Monit. Zool. Ital. Anno 11. Suppl. pag. 9—10. 1900.
- Derselbe (00b), Sulla struttura delle branchie dei Petromizonti. Ann. d. Facoltà di Med. e Mem. d. Accad. med. chir. di Perugia. Vol. 12. 1900. Fasc. 3/4. pag. 221—233. (Ref. in Arch. ital. de biol. Tome 36. pag. 342—343. 1901.)
- Göppert, Ernst (01), Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Kehlkopfes und seiner Umgebung mit besonderer Berücksichtigung der Monotremen. 4 Taf. u. 58 Fig. Zool. Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel von R. Semon. Bd. 3. Lief. 4. pag. 538—634. 1901.
- Goette, A. (01), Über die Kiemen der Fische. 4 Taf. u. 1 Fig. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 69. pag. 533—577. 1901.
- Hammar, J. Aug. (01), Notiz über die Entwicklung der Zunge und der Mundspeicheldrüsen beim Menschen. Anat. Anz. Bd. 19. Nr. 22. pag. 570—575. 1901. (Hierher die Angabe, dass beim Menschen das Mittelstück des 3. Bogenpaares die Anlage der Epiglottis bildet.)
- Hasse, C. (01), Über die Atembewegungen des menschlichen Körpers. 2 Taf. und 1 Fig. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. Jahrg. 1901. H. 4/5. pag. 273—279.
- Herxheimer, Gotthold (01), Über einen Fall von echter Nebenlunge. Centralbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat. Bd. 12. Nr. 13. pag. 529—532. 1901.
- Heyse, Hermann (00), Anomalien der Choanen und des Cavum pharyngonasale. Diss. med. Leipzig. 1900. 14 pag. 8°.
- Kahn, R. H. (02), Zur Lehre von der Atmung der Reptilien. (Aus dem physiologischen Institut der deutschen Universität Prag.) Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. pag. 29—52. Mit 29 Fig. 1902.
- Kerr, J. Graham (00), The external features in the development of *Lepidosiren paradoxa* Fitz. Philos. Transact. Roy. Soc. London. Serie B. Vol. 192. 1900. pag. 299—330. Pl. 8—12. 1900.
- Laguesse, E. (01), Trois leçons sur la structure du poumon. Écho médical du Nord. 64 pag. Lille 1901.
- Lenzi, L. (98), Sullo sviluppo del tessuto elastico nel polmone dell' uomo. Monit. Zool. Ital. Anno 9. Nr. 11. pag. 213—220. Firenze. 1898. (Estratto d. Tesi di Laurea present. e disc. dinanzi alla Facoltà Medica di Firenze. Il 5. Luglio. 1898.)
- Derselbe (00), A proposito di un lavoro del Dott. P. Linser sul tessuto elastico del polmone. Monit. Zool. Ital. Anno 11. pag. 370—375. 1900.
- Livini, F. (98), Sulla istogenesi della trachea. Comunicaz. fatta all' Accad. medico-fisica Fiorentina il 9. Maggio 1898, in: Settimana Medica dello Sperimentale. Anno 52.

- Nr. 21. pag. 250—251. Firenze 1898. In: *Monitore Zool. Ital.* Anno 9. pag. 192—193. 1898.
- Maziarski, Stanislaw (01a), Narzad oddechowy i zmysl powonienia, in: Hoyer, Henrik sen., *Podrecznik histologii ciala ludzkiego* (Respirationsorgane und Geruchssinn, in: Hoyer, H. sen., *Handbuch der Histologie des Menschen*). Warszawa. pag. 258—276. 1901.
- Derselbe (01b), Über den Bau und die Einteilung der Drüsen. *Anat. Hefte*. H. 58. (Bd 18. H. 1.) pag. 171—237. Mit 4 Taf. 1901.
- Mehnert, E. (01), Über topographische Altersveränderungen des Atmungsapparates und ihre mechanischen Verknüpfungen, an der Leiche und am Lebenden untersucht. 3 Taf. u. 29 Fig. Jena. G. Fischer. 151 pag. 1901.
- Möller, Jörgen (01a), Undersogelser over den komparative anatomi af larynx muskulaturen, hos pattedyrene med saerligt henblik pa mennesket. 7 Taf. Kobenhavn. 176 pag. 4^o. 1901.
- Derselbe (01b), Beiträge zur Kenntnis der Kehlkopfmuskulatur. *Arch. f. Laryngol. u. Rhinol.* Bd. 12. H. 2. pag. 162—182. 1901.
- Neumann, E. (00), Das Pigment der braunen Lungen-Induration. *Arch. f. path. Anat. u. Physiol. u. f. klin. Med.* Bd. 161. pag. 422—435. Mit 1 Taf. 1900.
- Nicolas (98), Appareil respiratoire, siehe Poirier, *Traité*. Tome 4. Fasc. 2.
- Onodi, A. (99), Beiträge zur Kenntnis der Kehlkopfnerven. 16 Fig. *Math. u. naturwissensch. Berichte aus Ungarn*. Bd. 17. 1899. *Arch.* 1901. pag. 39—69.
- Plehn, Marianne (01), Zum feineren Bau der Fischkieme. 5 Fig. *Zool. Anz.* Bd. 24. Nr. 648. pag. 439—443. 1901.
- Poirier, Paul (95, 98 und 00), *Traité d'anatomie humaine*. Paris. Tome 4. Fasc. 1. Tube digestif 1895. Fasc. 2. Appareil respiratoire 1898. Fasc. 3. Annexes du tube digestif et péritoine. 1900.
- Ridewood, W. G. (99—00), On the hypobranchial skeleton and Larynx of the new aglossal toad, *Hymenochirus Boettgeri*. 1 Taf. *Journ. Linn. Soc., Zool.* Vol. 27. Nr. 178. pag. 454—462, 1899—1900.
- Salvi, G. (01), Di alcune anomalie della laringe umana in individui delinquenti. 1 Taf. u. 4 Fig. *Arch. di Psich., Sc. penali ed Antropol. crim.* Vol. 22. Fasc. 4/5. pag. 369—372. 1901.
- Schaumburg, August (00), Über Russeinlagerungen in Kinderlungen. Erlangen. *Med. Diss.* 1900.
- Scheier, Max (01), Über die Ossifikation des Kehlkopfs. 2 Taf. *Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 59. H. 2. pag. 220—258. 1901.
- Schmidt, Martin B. (00), Über Hämosiderin und Melanin. *Arch. f. path. Anat. u. Physiol.* Bd. 163. pag. 151—153. 1900.
- Schönemann, A. (01), Beitrag zur Kenntnis der Muschelbildung und des Muschelwachstums. *Anat. Hefte*. H. 58. (Bd. 18. H. 1.) pag. 101—168. Mit 4 Taf. 1901.
- Sobotta, J. (02), Atlas und Grundriss der Histologie und mikroskopischen Anatomie des Menschen. 80 Taf. u. 68 Fig. im Text. München. Lehmann. (XXIV u. 247 pag.) 1902.
- Tarner, A. Logan (01), The accessory sinuses of the Nose. Their surgical Anatomy and the Diagnosis and Treatment of their Inflammatory Affections. 40 Taf. Edinburgh. Green & Sons. XIV. 211 pag. gr. 8^o. 1901.
- Vignon, P. (01), Sur l'histologie de la branchie et du tube digestif chez les Ascidies. *Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. T.* 132. Nr. 11. pag. 714—716. 1901.
- Wiedersheim, R. (02), Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 5 Aufl. 686 pag. mit 1 Taf. und 379 Textfig. Jena. 1902.

Wolff, Max (02), Über die Ehrlichsche Methylenblaufärbung und über Lage und Bau einiger peripheren Nervenendigungen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. pag. 155—188. Mit 1 Taf. 1902.

Zuckerkandl, E. (00), Zur Anatomie von *Chiromys madagascarensis*. Mit 10 Taf. u. 9 Textfig. Denkschr. K. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. Bd. 68. pag. 89—200. 1900.

Zunächst habe ich auf einige Werke hinzuweisen, welche den Atmungsapparat im ganzen behandeln, sei es sämtlicher Wirbeltiergruppen oder nur der Säugetiere. An die im 9. Band dieser Ergebnisse (pag. 178) erwähnten Bücher von v. Ebner, Heymann, Renaut, Wiedersheim und Zuckerkandl haben sich inzwischen die gleichfalls umfassenden Darstellungen von Nicolas (98) (in Poiriers Lehrbuch der menschlichen Anatomie), Gegenbaur (01), Goeppert (01) (Kehlkopf), Laguesse (01) (Lunge) und Wiedersheim (02) angeschlossen. Während in den Darstellungen von Laguesse und Nicolas die Befunde am Menschen an erster Stelle tronen, überwiegt in denjenigen von Gegenbaur, Goeppert und Wiedersheim die vergleichende Betrachtung.

Aus den Ergebnissen dieser Autoren wird in den folgenden Kapiteln manches zu erwähnen sein.

Phylogenie der Atmungsorgane der Wirbeltiere.

(Kehlkopfknorpel und Lunge.)

Es ist in diesen Ergebnissen schon mehrfach die Rede gewesen von den Versuchen, welche gemacht wurden, die verschiedenen Organe des Atmungsapparates höherer Wirbeltiere von denjenigen niederer Wirbeltiere abzuleiten. So wurden z. B. die Ansichten über die Entstehung des Bronchialbaums des öfteren besprochen und auch die Lehre von einem einheitlichen Element der Lunge. Im allgemeinen ergab sich jedoch als Resultat, dass die verschiedenen bei den höheren Wirbeltieren sich findenden Teile des Atmungsapparates den bei niederen Wirbeltieren vorhandenen Teilen wohl als physiologisch gleichwertige Teile an die Seite gestellt werden können, dass dagegen von einer wirklichen Homologisierung etwa eines Bronchialzweiges oder einer Alveole durch die ganze Reihe keine Rede sein könne. Ich stellte jedoch die Formulierung auf (diese Ergebnisse Bd. 10. pag. 358), dass einfache und zusammengesetzte Lungen verschiedener Wirbeltiere insofern homologe Bildungen sind, als sie ihrer Entstehung nach ursprünglich aus einem Teil

des Vorderdarmes entstammen, welchem die Eigenschaft zukommt, respiratorisches Epithel zu bilden.

Noch weniger als in den Weichteilen scheint zunächst eine Homologisierung möglich, wenn wir die Hartteile des Atmungsapparates, seine knorpeligen und knöchernen Stützelemente betrachten. Die Knorpel des Atmungsapparates zeigen bei den verschiedenen Vertretern der Wirbeltiere eine ganz verschiedene Zahl, und Teile, welche bei manchen Wirbeltieren zahlreiche Knorpel tragen (z. B. innerhalb der Lunge gelegene Bronchien), ermangeln bei anderen oft nahe verwandten Wirbeltieren dieser harten Stützgebilde ganz.

Da scheint also für eine Homologisierung von vornherein jeder Boden entzogen und wir müssen annehmen, dass die Knorpel, welche im Atmungsapparat so verschieden weit peripher reichen, nur darin homolog sind, dass sie in der Stützsubstanz des Atmungsapparates entstehen, dass sie aber im übrigen nur analoge und höchstens physiologisch gleichwertige Bildungen darstellen. Es macht durchaus den Eindruck, als ob wir hier nicht einzelne Knorpel homologisieren könnten, sondern nur den gesamten knorpeligen Apparat, und am besten den gesamten Stützapparat als eine topisch und histologisch verschieden gegliederte Einheit auffassen würden.

Trotz dieser im allgemeinen zweifellos zu Recht bestehenden Anschauung ist es der unermüdlichen Arbeit von C. Gegenbaur und anderen gelungen, die bei höheren Wirbeltieren bestehenden Knorpel des Kehlkopfes nicht nur bis zu den Amphibien zurückzuverfolgen, sondern auch bei den eines Kehlkopfes ermangelnden Fischen in deren Kiemenbogen die Skeletstücke aufzufinden, aus denen die Kehlkopfknorpel der höheren Wirbeltiere hervorgegangen sind.

In seiner vergleichenden Anatomie stellt C. Gegenbaur (01) das Ergebnis aller auf dieses Ziel gerichteten Forschungen zusammen und nachfolgende Tabelle veranschaulicht in übersichtlicher Form die Beziehungen, welche diese Lehre zwischen Kiemenbogen und Kehlkopfknorpel als sicher bestehend erkannt hat.

Darstellung der Metamorphosen, welche die knorpeligen, dem Kiemendarm angehörigen Bogengebilde bei den gnathostomen Wirbeltieren eingehen, nach C. Gegenbaur (01).

Primitive Bogen	Pentanche Selachier	Teleostei	Amphibien, Urodelen, Larven und Perenni-branchiaten	Monotremen	Mammalia
I	Oberkiefer und Unterkiefer	Palato Quadratum und Cartilago Meckelii		Incus, Malleus und Cartilago Meckelii	
II	Hyoidbogen		Columella und Hyoidbogen	Äusseres Ohrskelet, Stapes Erster Hyoidbogen	
III	Erster Kiemenbogen			Erster Thyreoid-bogen	Zweiter Hyoid-bogen
IV	Zweiter Kiemenbogen			Zweiter Thy-reoidbogen	Cartilago thyreoides
V	Dritter Kiemenbogen			Dritter Thyreoid-bogen	
VI	Vierter Kiemenbogen		Kiemenbogen-Rudiment	Epiglottisknorpel	
VII	Fünfter Kiemen-bogen (ohne Kiemen)	Kiemen-bogen-Rudiment	Cartilago lateralis	Ary-crico-tracheal-Knorpel	

Gewiss ist es von grossem Interesse an der Hand dieser Tabelle und der Ausführungen von C. Gegenbaur (01) sowie der neuen Darlegungen von Goepfert (01), auf welche letztere ich unten bei Besprechung des Säugetierkehlkopfes genauer eingehen werde, zu prüfen, welche Einzelglieder des knorpeligen Stützsystemes im Atmungsapparat höherer Wirbeltiere sich schliesslich auf bestimmte Teile des Kiemenskeletes zurückführen lassen. Wertvoller erscheint mir aber der Umstand zu sein, dass wir in diesem Eingehen in das Einzelne das Mittel gefunden haben, um den Beweis für eine Lehre von weittragendster Bedeutung zu liefern, nämlich von der Abstammung der Gesamtheit dieser Atmungsknorpel der höheren Wirbeltiere vom Kiemenskelet der Fische. Wir dürfen heute annehmen, und das scheint mir der wichtigste Punkt dieser Lehre zu sein, dass dieselbe knorpelige Anlage, welche den Atmungsapparat der Fische stützt, schliesslich auch die Stützelemente für den Atmungsapparat der Säugetiere und des Menschen bildet. Die vielen einzelnen Knorpelchen, welche wir im Atmungsapparat der höheren Wirbeltiere sehen, sind also, wenn sie auch im einzelnen neu in die Erscheinung treten (z. B. viele Trachealknorpel), nicht neu ent-

standene Bildungen, sondern sie entstammen in ihrer Gesamtheit (und wir können sie, wie ich oben erwähnte, als eine gegliederte Einheit betrachten) derselben anders gegliederten Einheit, welche wir schon bei Fischen im Dienst des Atmungsapparates sehen.

Neben die gegliederte Einheit der Lunge können wir also die gegliederte Einheit ihres Stützapparates stellen und beide lassen sich von den niedersten bis zu den höchsten der heute lebenden Wirbeltiere durchverfolgen als ein Homologon nach ihrer Herkunft. Der Versuch, einzelne Glieder zu homologisieren, führte zum Resultate, dass das Ganze homolog ist. Und dieses Resultat wird, wie ich glaube, ein dauerndes sein, wenn auch fortschreitende Forschung manche der heute homologisierten Einzelglieder des Stützapparates einmal nur als analog oder physiologisch gleichwertig wird erscheinen lassen, wie dies heute für das einzelne Lungenelement bereits geschehen ist.

Eingehend schildert C. Gegenbaur (01) auch den phyletischen Aufbau der Lunge und ich gebe im folgenden seinen „Rückblick auf die Lungen“ grösstenteils im Wortlaut wieder.

In dem phyletischen Aufbau der Lunge tritt uns von den Amphibien an eine das Organ zu seiner höchsten Stufe begleitende Erscheinung entgegen, von der aus die mannigfaltigsten Zustände sich ableiten, das ist die Oberflächenvergrösserung, die nicht wie bei der Differenzierung von Drüsenorganen nach aussen hin, sondern nach innen zu fortschreitet. Das Kausalmoment hierzu liegt in der Bedeutung der Innenfläche des Organs, an welchem die Wechselwirkung mit der aufgenommenen Luft stattfindet, Austausch der Gase des Blutes mit jenen der atmosphärischen Luft: Kohlensäure gegen Sauerstoff. Die Vergrösserung dieser inneren Oberfläche durch leistenförmige Vorsprünge lässt sehr frühzeitig eine funktionelle Sonderung auftreten, indem die Leisten zugleich Blutgefässbahnen vorstellen, die der unmittelbaren Beziehung zur Atmung entbehren, indes die von ihnen abgegrenzten Alveolen das respiratorische Kapillarnetz tragen. Die so beginnende Arbeitsteilung gelangt schon bei den Amphibien zu einer vollständigen Sonderung. Durch Vergrösserung der Leisten zu weiter einspringenden Septen und gleichzeitige Vermehrung der Alveolen treten Luftwege in der Lunge in einen Gegensatz zu den peripheren Alveolargebilden mit respiratorischer Bedeutung. Die Fortsetzung des Bronchus führt in einen die Lunge der Länge nach durchziehenden Raum, welcher ohne direkte respiratorische Bedeutung nur Luftweg ist. Zahlreiche Öffnungen durchbrechen die Wand dieses axialen Raumes und führen in alveoläre Kammern. Man kann sagen, dass der Bronchus sich in die Lunge

fortgesetzt hat und einen Stammbronchus vorbildet. Unter den Reptilien ist dieser Zustand bei den Schlangen einseitig ausgebildet. In den axialen Raum münden aber viel zahlreichere alveoläre Kammern ein, d. h. der respiratorische Teil der Lunge hat zugenommen. Manche Lacertilien zeigen eine selbständigere Ausbildung der alveolären Kammern. In den ursprünglichen Hauptraum münden dann mehrere weite Röhren, an denen sich der Bau des aus dem Bronchus fortgesetzten Hauptraumes darin wiederholt, dass ihre Wandung ebenfalls von Mündungen alveolärer Kammern durchbrochen ist. Die Luftwege sind dadurch weiter gesondert, dass sie mehr in der Lunge sich verteilen. Auch bei Schildkröten kommt das zu stande, und der Stammbronchus erhält hier seine erste Ausbildung durch die Fortsetzung des Knorpelgerüsts von dem ausserhalb der Lunge befindlichen Bronchus her. Dieses Auftreten von Knorpel im Innern der Lunge leitet sich von einer Wanderung nicht etwa ganzer Knorpelstücke, sondern vielmehr nur chondrogener Formelemente, von aussen her, ab. Es zeigt sich nämlich die Knorpelbildung an den Bronchialwänden zwar in verschiedenen Stadien vorgerückt, niemals aber durch längere knorpelfreie Stellen von den vollkommener knorpelig umwandeten Abschnitten des Bronchus entfernt. In der Zuteilung knorpeliger Stützen zur Wand des Bronchus liegt eine Fortsetzung der primitiven *Cartilago lateralis*, welche in einzelne Teile aufgelöst ist und auch so entsteht, nachdem sie längst die Einheit zu Gunsten grösserer Vervollkommenung verloren hat.

Bei den Reptilien beginnt zugleich eine Divergenz im Bau der Lunge, indem bei den einen eine Anzahl von Seitenbronchien eine bedeutende Kaliberentfaltung erfährt (Monitoren, Krokodile), während bei anderen die vom Stammbronchus abgehenden Äste, zwar unter allmählicher Abnahme, aber doch mit einer gewissen Gleichartigkeit sich darstellen (Schildkröten). An die erstere Form lassen sich die Lunge der Vögel, an die letztere die der Säuger anknüpfen.

In beiden Abteilungen bleibt der Stammbronchus erhalten als der älteste Teil der intrapulmonalen Luftwege, der aus dem primitiven indifferenten Binnenraum der niedersten Lungenzustände hervorging. Aber für die Vögel wird ein serialer Abgang grösserer Bronchien vom Stammbronchus typisch, wie es bereits bei jenen Reptilien angedeutet war. Damit verknüpft sich der grösstenteils oberflächliche ramifizierte Verlauf und die Abzweigung der Parabronchien als besonderer Einrichtungen. Die Ausbildung eines den ganzen Körper durchsetzenden pneumatischen Apparates von der Lunge aus stellt endlich das höchste Mass der eigentümlichen Differenzierungsrichtung der Vogellunge dar.

Anders verhält sich die Lunge bei Säugetieren durch den nicht reihenweisen Abgang von teils ventral, teils dorsal verzweigten Seitenbronchien vom Stamm. Die vorderen gewinnen in der Regel eine bedeutende, mit dem Kaliber des Stammbronchus konkurrierende Mächtigkeit, ohne dass damit die Anordnung eine Störung erleidet. Die Entfaltung des Knorpelgerüsts an der Bronchialwand schreitet bis auf kleinere Zweige fort, die intrapulmonalen Luftwege zu grösserer Selbstständigkeit erhebend, und mit dieser Ausbildung geht auch jene der respiratorischen Binnenräume Hand in Hand. Die alveolären Blindkanäle, welche die Wand der Parabronchien bei den Vögeln dichtgedrängt durchsetzen, gehen bei den Säugern aus den ramifizierten Enden der kleinsten Bronchien (Bronchiolen) hervor. Die reiche Teilung der Bronchien entspricht der bedeutenden Vermehrung der respiratorischen Flächen, die wieder an Alveolen liegen, wie sie auch am Beginn der Lungensonderung durch Alveolen dargestellt wurden. Der dort einfache intrapulmonale Luftweg, welcher den ganzen Binnenraum umfasste, ist aber mit der fortschreitenden Sonderung in zahllose alveoläre Kanäle, in eine entsprechend grosse Summe von luftleitenden Röhren, die Bronchien und ihre Zweige verschiedener Ordnung, zerlegt worden, die alle vom Stammbronchus ausgehen.

Mit diesem Aufbau der Lunge hat sich die Verbindungsstelle mit dem Bronchus verändert. Der ursprüngliche Zustand zeigt uns die Lunge als direkte Fortsetzung des Bronchus, und neben dem Bronchus, vor ihm und hinter ihm treten die Blutgefässe zur Lunge, an welcher sie zuerst oberflächlich sich verteilen. Mit der Ausbildung der Alveolen dringen sie in diese trennenden Leisten und Vorsprünge und rücken so mit dem Fortgang dieses Prozesses gegen das Innere vor. Schliesslich findet ihre gröbere Verteilung in dem die Lungenfächer trennenden interstitiellen Gewebe statt. Die fortschreitende Komplikation der Struktur verknüpft sich mit einer Änderung der Form der Lunge, indem diese sich nach vorn (kopfwärts) entfaltet. Bei Amphibien ist diese nach vorn gehende Buchtung nur wenig und keineswegs allgemein ausgeprägt. Mehr ist sie es bei Reptilien, und bei Schildkröten, besonders aber den Krokodilen, erscheint dadurch der Bronchus weit herabgedrückt. Mit dieser Verlegung des Eintrittes des Bronchus in die Lunge kommt der Hilus zur Ausbildung, indem die Blutgefässe den eintretenden Bronchus begleiten und der Bronchus nicht mehr sofort in die Wand der Lunge übergeht, wie in den niedersten Zuständen. Aber ontogenetisch kehrt überall der erste Zustand wieder, und die Anlage jeder Lunge stellt sich, noch ungesondert vom Bronchus als ein epithelialer Blindsack dar.

Atmungsapparat der niederen Wirbeltiere.

Kiemen der Fische.

Bau der Fischkiemen.

Wenn wir unsere klassischen Werke über mikroskopische Anatomie und die älteren Spezialwerke über Fischkiemen nachschlagen, um ein Verständnis des feineren Baues der Fischkiemen zu gewinnen, so erhalten wir nirgends klaren Aufschluss. Leydig in seinem Lehrbuche der Histologie erwähnt wohl, der zellige Überzug bestehe aus Pflaster-epithel, über das genauere Verhalten der Bluträume zu diesem Pflaster-epithel schweigt er. Auch in Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben konnte ich einen Abschnitt über Fischkiemen nicht finden. Wohl aber enthält das Strickersche Werk F. E. Schulzes berühmte Darstellung (Fig. 136 auf pag. 484) des optischen Durchschnittes einer Alveolenwand von *Rana esculenta*. Diese Figur ist von fast allen Nach-untersuchern als im allgemeinen richtig erkannt worden, ja man hat sich dazu verstanden, dieselbe als allgemein gültig, gewissermassen als „Schema des Baues der Wirbeltierlunge“ aufzufassen. Mancher nun, der, nach dem Baue der Fischkieme suchend, auf das erwähnte Bild gestossen ist, mag wohl auf den Gedanken gekommen sein, dass dieses Schema am Ende auch auf die Fischkiemenlamelle passen werde, mit der geringen Modifikation, dass dieselbe nicht nur von einer, sondern von beiden Seiten von dem Atmungsgas führenden Medium, also in diesem Falle von Wasser bespült werde. Wer sich aber dabei beruhigte, der muss nun ersehen, dass er sich im Irrtum befand.

Neuere Untersuchungen haben nämlich ergeben, dass die Fischkieme nicht nach dem Schema der Wirbeltierlunge gebaut ist, ja nicht einmal nach dem Schema der der Wirbeltierlunge immer noch etwas ähnlicheren Amphibienkieme.

Dieser Befund wird übereinstimmend von Biéatrix (95) (siehe dort die früheren Arbeiten dieses Autors), Giacomini (00a und b), Marianne Plehn (01), Faussek (02) gemacht. Ob Biéatrix der erste war, der den feineren Bau der Fischkiemenlamelle erkannt hat, oder ob schon frühere richtige Darstellungen des Sachverhaltes vorliegen, kann ich noch nicht endgültig entscheiden. Mir sind jedoch, obwohl ich zahlreiche Arbeiten über Fischkiemen durchgesehen habe, frühere Darstellungen als diejenige von Biéatrix nicht bekannt geworden, und ich wäre für Mitteilungen über einen eventuell früheren Finder sehr dankbar, um in dem in Vorbereitung befindlichen Teile meines Lehrbuches die richtige Darstellung geben zu können. Dass dieses eigentümliche

Verhalten der Fischkiemenlamelle jetzt erst erkannt worden sein soll, scheint mir deshalb so merkwürdig, da ein entsprechendes Verhalten bei Wirbellosen von Leydig in seinem Lehrbuche (pag. 385, Anm.) ziemlich klar geschildert wird.

Worin besteht nun dieser neue Fund? Man staune: Das Blut fliesst in der Fischkiemenlamelle nicht in eigentlichen Kapillaren, wie wir sie sonst im Wirbeltierkörper zu sehen gewohnt sind, sondern in Räumen, gebildet von eigentümlichen Zellen (sog. Pilasterzellen, *Biéatrix*), welche in ihrer Form gar keine Ähnlichkeit mit den Endothelzellen gewöhnlicher Blutkapillaren zeigen; allerdings stimmen beide in ihrer Abkunft vom Mesenchym überein. Hören wir nun die verschiedenen Autoren, welche dieses Verhalten zur Darstellung gebracht haben.

Biéatrix (95) kommt zu folgenden Schlüssen: Die Kiemenatmung vollzieht sich bei Knochenfischen (und Selachiern) in einem System von Lakunen und nicht von Gefässkapillaren. Diese Anordnung ist analog derjenigen, welche sich in den Atmungsorganen gewisser Wirbellosen findet; sie entfernt sich von dem Gefässtypus derselben Organe, welcher bei den höheren Wirbeltieren besteht.

Das Element, welches dieses Kiemennetz bildet, ist eine Zelle von eigentümlichem Charakter, eine Pilasterzelle (*cellule en pilastre*). Der Körper, welcher einen Kern einschliesst, wird von granuliertem Cytoplasma gebildet, ist an seiner Oberfläche mit protoplasmatischen Längstreifen versehen und taucht vertikal in die respiratorische Blutfläche ein, welche er durchsetzt; seine Basen erstrecken sich als mehr homogene Platten, gelötet an die der benachbarten Zellen und eine kontinuierliche *Membrana vitrea* verdoppelt sie aussen. Dieser protoplasmatische Pfeiler ist durch feine hyaline Züge (*colonettes*) verstärkt, welche direkt die zwei Blätter der *Limitans* verbinden. *Membrana vitrea* und „*colonettes*“ erscheinen als exogene Differenzierungen des Cytoplasmas. Sie sind identisch durch ihre Eigentümlichkeiten. Die Pfeilerzellen haben die Bedeutung von endothelialen Zellen, welche ihrer gewöhnlichen Rolle von Bekleidungszellen diejenigen von Stützelementen beigelegt haben.

Die Kiemenlamellen bilden sich durch Proliferation und Faltenbildung der Epithelialzellen, welche die Kiemenlamellen aussen bekleiden und durch Einwanderung von Mesenchymelementen ins Innere der Falte: diese nehmen bald die Anordnung und das allgemeine Aussehen der Pilasterzellen an. Beim erwachsenen Tier bedecken die Deckepithelzellen stets eine gewisse Anzahl von Zellen, welche dem Netz gehören und nehmen nicht (Knochenfische) die Anordnung der Lungenalveolenzellen an.

Mit Reserve fügt Biéatrix bei: Das besondere Blutnetz der Kieme verdient, ebenso wie alle homologen Bildungen den Namen eines lakunären Netzes; die Höhlen sind die lakunären Kanäle Eberths.

Die Pilasterzellen können den Zellen homolog sein, welche das retikulierte Gewebe bilden und pathologische Veränderungen können Teile des Netzes in wahres retikuliertes Gewebe umwandeln.

Man kann als stufenweise geordnete Varietäten ein und desselben Elementes, der embryonalen Bindegewebszelle (wenn man will, der indifferenten Zelle Renaults) betrachten: die endotheliale Gefässzelle, die eigentliche Kiemenzelle, die Knotenzelle des retikulierten Gewebes.

Gegen diesen Vergleich und diese Nebeneinanderstellung möchte ich (Oppel) einwenden, dass die Pilasterzellen und die Endothelzellen der Blutgefässkapillaren Bluträume begrenzen, das retikulierte Gewebe dagegen sich im Lymphgewebe findet, und Blutgefässe und Lymphräume müssen wir doch streng auseinanderhalten.

Die Entwicklung der Kiemenlamelle hat Biéatrix bei der Forelle untersucht. Es ergibt sich, dass die Pilasterzellen von Mesenchymzellen gebildet werden. Dieselben zeigen anfangs embryonale Charaktere (kleiner Körper, grosser unregelmässiger Kern, starke Färbbarkeit kleine Intercellularräume). Später nähern sich diese Zellen der erwachsenen Form, der Kern wird regelmässig, weniger stark färbbar, das Protoplasma nimmt an Volumen zu und die erweiterten Lakunen nehmen eine wohl bestimmte Form an. Man kann aussen eine feine Membran unterscheiden, welche mit der Basis und den benachbarten ausgestreckten Rändern der Zellen verschmilzt.

Giacomini (00a und 00b) giebt folgende Darstellung: Durch die Untersuchungen von Cuvier, Duvernoy, Hyrtl, Alessandrini und Dröscher ist der feinere Bau und das Gefässsystem der Selachierkiemen bekannt geworden, der Bau der Teleostierkiemen durch die Untersuchungen von Fischer, Rosenthal, Doellinger und besonders Riess. Neuerdings hat Biéatrix, entgegen allen klassischen Angaben gefunden, dass in den letzten Kiemenblättchen, sowohl bei Plagiostomen, als auch bei Teleostiern, das Blut ein wahres System von Lakunen und nicht von Kapillaren durchläuft. Dröscher hat bei den Selachiern, besonders bei Torpedo einen eigentümlichen kavernösen Körper beschrieben, der an der Basis des Kiemenblattes liegt und schon von Alessandrini gesehen aber nicht richtig gedeutet wurde. Dieses eigentümliche Gewebe hat nun Giacomini (00a und 00b) auch bei Petromyzon marinus und Planeri wiedergefunden. Die Kiemenblätter von Petromyzon beschreibt Giacomini (00a und 00b) folgendermassen:

An jedem Kiemenblatt von *Petromyzon* unterscheidet man eine basale Region, eine intermediäre Region und eine apikale oder marginale Region. Von den beiden Seiten der intermediären Region erheben sich die Kiemenfalten, welche die eigentlichen respiratorischen Teile sind. Die Arterie des Kiemenblattes, in die Basalregion eindringend, verliert ihre Individualität oder vielmehr sie wandelt sich in eine Rinne um, in deren Höhle ein intertrabekuläres Netz besteht, enthaltend zahlreiche Leukozyten und einige rote Blutkörperchen, sodass das Ganze einem lymphoiden Organ ähnlich wird. Viele Leukocyten enthalten Pigment. Die Trabekel zeigen endotheliale Bekleidung. Die Seitenflächen der Basalregion des Kiemenblattes sind von einem auf einer Basalmembran ruhenden geschichteten Epithel bekleidet. Die intermediäre Region bei *Petromyzon* besteht besonders aus einer Basalmembran, welche das Epithel trägt und grosse lakunäre Räume begrenzt. In der Rhachis wie in den Falten finden sich keine wahren Blutgefässe, sondern nur lakunäre Räume, geteilt durch grosse pfeilerförmige Zellen; in diesen Räumen läuft das Blut. Am freien Rand der Kiemenfalten findet sich ein etwas grösserer Raum mit rundem Schnitt, hier verläuft das Blut der Falten zur Vene des Kiemenblattes. Die Kiemenfalten werden von einem einschichtigen Epithel von platten Zellen überkleidet; in den Fornices zwischen den Falten besteht das Epithel aus zwei Lagen. Die *Regio marginalis* enthält die Vene des Kiemenblattes und lymphoides Gewebe, ähnlich dem an der Basis beschriebenen. Das überkleidende Epithel ist geschichtet.

Die beim erwachsenen *Petromyzon* beschriebenen Strukturen finden sich auch schon beim *Ammocoetes* angezeigt.

Das lymphoide Organ in der Basalregion der Kiemenblätter kann eine analoge Funktion erfüllen, wie die Thymus bei anderen Fischen, es wäre also ein Schutzorgan für die Kiemen.

Marianne Plehn (01) beschreibt den feineren Bau der respiratorischen Fältchen der Kiemenblättchen der Knochenfischkieme. Diese sekundären Fältchen, welche allein mit einschichtigem Epithel bedeckt sind, das den Gasaustausch zwischen Blut und Luft gestattet, enthalten nicht, wie man das vielfach angegeben findet, ein in Bindegewebe eingeschlossenes Kapillarnetz. Von Bindegewebe ist keine Spur vorhanden und ein Kapillarnetz im gebräuchlichen Sinne liegt auch nicht vor. Die mittlere Schicht des respiratorischen Fältchens, in welcher das Blut zirkuliert, besteht aus einer einzigen Lage von wohlcharakterisierten Zellen. Dieselben durch die ganze Breite der Schicht reichend, umkleiden als Endothelzellen die Kiemenblattgefässe, indem sie dieselben tunnelartig überbrücken. Die Gefässschicht des respiratorischen Fältchens

wird beiderseits von einem einschichtigen Epithel umhüllt, das einer Basalmembran aus flachen Zellen mit spindelförmigen Kernen aufsitzt.

Es wäre demnach in den respiratorischen Fältchen von Bindegewebe keine Spur vorhanden. Referent dagegen, der die Basalmembran im allgemeinen als äusserste Grenzschicht des Bindegewebes gegen das Epithel auffasst, möchte eine „Basalmembran aus flachen Zellen mit spindelförmigen Kernen“, wenn eine solche vorkommt, entschieden zum Bindegewebe rechnen.

Faussek (02) giebt eine eingehende Beschreibung der Lamellen der Kiemenblätter beim Barsch, der Kiemenlamellen der Neunaugen, der Kiemenlamellen des Axolotls und des Proteus.

Faussek bestätigt den Fund von Biéatrix, dass sich das Blut in dem Blutsystem der Atmungskanäle der Kiemenblätterlamellen des Barsches nicht in besonderen Kapillargefässen mit eigenen Wänden, sondern in intercellulären Räumen des Stützgewebes der Kiemenblätterlamellen befindet. Die Stützzellen oder Pfeilerzellen (*cellules en pilastre*) fügen sich mit sohlenförmig erweiterten Enden unmittelbar aneinander, sodass infolgedessen die Zwischenräume zwischen ihnen geschlossene, vom äusseren Epithel abgesonderte Kanäle bilden. Das durch diese kleinen Räume sich bewegende Blut bespült das äussere Epithel nicht direkt, überall dringt es nur durch die pfeilerförmigen Zellen.

Auch die Kiemenlamellen der Neunaugen, welche Biéatrix nicht untersuchte, haben, wie Faussek findet, ganz denselben Bau, wie die beim Barsche und anderen Teleostiern von Biéatrix beschriebenen.

Die von Biéatrix beschriebene durch die Stützzellen gebildete „*membrane vitrée*“ und die von ihr abgehenden, in besonderen Rinnen der Stützzellen liegenden Auswüchse (*colonettes*) konnte Faussek weder bei Neunaugen noch beim Barsch konstatieren.

Biéatrix betrachtet diese Stützzellen als Endothelzellen. Durch weitere Untersuchungen an Axolotl- und Proteuskiemen (deren Bau er eingehend schildert) kommt dagegen Faussek zu einer von den Ergebnissen von Biéatrix abweichenden Ansicht. Faussek identifiziert die Pfeilerzellen der Fische mit den bei Proteus zwischen den Endothelwänden der Kiemenkapillaren liegenden Stützzellen. In den Kiemenlamellen der Fische verlieren die Kapillargefässe ihre Endothelwände und das Blut bewegt sich direkt in den intercellulären Räumen der Stützzellen, wobei diese Zellen, mit ihren erweiterten Enden zusammengestossend, gleichsam einen geschlossenen Raum bilden und das Endothel der Kapillare ersetzen.

Faussek nimmt also gegen Biéatrix in den Kiemenlamellen der Fische einen lokalen Schwund des Endothels der Kapillaren und einen direkten Durchgang des Blutes in den Kiemen durch die intercellulären Räume des Bindegewebes an.

Diese Verschiedenheit im Verhalten der Amphibien- und der Fischkieme bildet übrigens, wie Faussek hervorhebt, keinen grossen prinzipiellen Unterschied; die Endothelwände der Kapillare sind ihrer Entstehung nach ja nichts anderes, als Zellen jenes allgemeinen Mesenchyms, wo die Entwicklung der Blutgefässe vor sich geht; die dem Blutstrome direkt anliegenden Zellen verwandeln sich unter dem Einflusse des Druckes desselben und ihres gegenseitigen Zusammenhanges zu charakteristischen flachen untereinander verbundenen Endothelzellen. In den Kiemenzellen der Fische beobachten wir eine maximale Reduktion des Mesenchyms; infolge der geringen Quantität von Mesenchymzellen (sie liegen nur als den Blutstrom trennende Inseln) reichen die Mesenchymelemente nicht für die Bildung des Endothels hin.

Hauptsächlicher Grund Fausseks, die Pfeilerzellen der Fische nicht für Endothelzellen zu halten, ist die grosse Ähnlichkeit der Pfeilerzellen der Fische mit den bindegewebigen Balken (Stützzellen) bei Proteus.

Endlich sagt Faussek: „Die physiologische Bedeutung eines solchen Baues der Kiemenlamellen bei den Fischen liegt auf der Hand; durch Vergrösserung der Epithelfläche und durch Zurückführung des Bindegewebes der Kiemenlamellen auf ein Minimum bringt sie die Möglichkeit einer Berührung des Blutstromes mit dem die Kiemen umspülenden Wasser auf ein Maximum“.

Wenn wir auf die Schilderungen von Biéatrix, Giacomini, Plehn und Faussek zurückblicken und besonders ins Auge fassen, worin eine Übereinstimmung zwischen diesen Autoren nicht besteht, so ergibt sich, dass besonders folgende Fragen weiterer Untersuchung und der Lösung bedürfen:

1. Sind wir berechtigt die Pilasterzellen der Fischkiemenlamelle als Endothelzellen aufzufassen und zu bezeichnen oder nicht?

2. Liegt zwischen den Pilasterzellen und dem Deckepithel der Fischkiemenlamellen allgemein noch eine (mit Kernen versehene?) zum Bindegewebe gehörige Membran, oder berühren sich Deckepithel und Pilasterzellen (Epithel und Endothel) direkt?

Entwicklung der Fischkiemen.

Während die neueren Autoren sich die Entwicklung der Fischkiemen im wesentlichen so vorstellen, wie dieselbe in dem Lehrbuche von C. Gegenbaur (01) und anderwärts aufgefasst wird, steht Goette im Gegensatz dazu, und da derselbe sich darüber beklagt (Goette 01), dass seine Angaben 25 Jahre völlig tot geschwiegen worden seien, so sei denselben hier etwas breiterer Raum gegönnt. Die Darstellung Goettes (01) ist im wesentlichen folgende:

Rathke verglich die Kiemen der Cyklostomen unmittelbar mit denen der Selachier, wogegen Dohrn nachwies, dass die äusseren Kiemenknorpel der Selachier nur etwas verlagerte Kiemenstrahlen sind und mit den Kiemenknorpeln der Cyklostomen keine Ähnlichkeit haben, wogegen diese mit den absteigenden Kiemenspangen aller anderen Fische übereinstimmten.

Noch in einem anderen Punkte ist Rathkes Darstellung korrigiert worden, nämlich hinsichtlich der Gleichstellung der Kiemendeckelkieme der Selachier und Ganoiden mit der Pseudobranchie der Teleostier. J. Müller zeigte (Vergl. Anat. d. Myxinoiden, Über das Gefässsystem. Abh. Akad. Wiss. Berlin 1841), — dass diese Pseudobranchie nur der Spritzlochkieme entspricht, während die Kiemendeckelkieme bei den Teleostiern vollkommen fehlt. Dohrn und ihm sich anschliessend Maurer bestätigten die Müllersche Beweisführung.

In allen übrigen Stücken jedoch und namentlich in der Gleichstellung aller Fischkiemen ist Rathkes Darstellung bis jetzt massgebend geblieben, sodass nur die Bestimmung der gemeinsamen Ausgangsform dieser Organe hinzukam. Auch Gegenbaur schliesst sich im wesentlichen Rathke an, fügt aber ausdrücklich hinzu, dass der Kiemenapparat der Ganoiden und Teleostier von den vollkommenen Kiementaschen, wie sie bei den Selachiern vorkommen, abzuleiten sei. Auch wird die Übereinstimmung aller dieser und der Kiemen der Cyklostomen als „innere Kiemen“ gegenüber den integumentalen „äusseren Kiemen“ der Amphibien hervorgehoben. Noch bestimmter drückt sich Maurer aus, indem er die Kiemen aller Fische als entodermale in Gegensatz zu den ektodermalen Aussenkiemen der Amphibien bezeichnet. (Die Kiemen und ihre Gefässe bei anuren und urodelen Amphibien und die Umbildungen der beiden ersten Aortenbogen bei Teleostiern. Morph. Jahrb. Bd. 14, 1888.) Auch Clemens (Anat. Hefte, 1. Abt. 5. Bd., pag. 12 ff.) und Wiedersheim (Grundrisse 1898, pag. 312—314) vertreten diese Ansicht und reihen nur die accessorischen

Aussenkiemen einiger Ganoiden und Dipnoer (Polypterus, Calamoichthys, Protopterus) den ektodermalen Amphibienkiemen an.

Die einzige grundsätzlich abweichende Auffassung der verschiedenen Fischkiemen stammt von Goette her. (Goette, Die Entwicklungsge-
schichte der Unke, 1875, pag. 738—743.) Er erklärte bloss die Kiemen
der Cyklostomen für innere, entodermale, diejenigen der Selachier und
Teleostier nach Ausweis ihrer Entwicklung für ektodermale Aussen-
kiemen gleich denen der Amphibien. Diese Angaben wurden 25 Jahre
völlig totgeschwiegen. Deshalb prüft Goette die Berechtigung der
beiden entgegengesetzten Ansichten von neuem.

Goette (01) kommt bei seiner Untersuchung der Kiemen der Fische
zu folgenden Hauptergebnissen:

1. Die ersten Anlagen des Kiemenapparates sind bei allen Fischen
dieselben, nämlich die entodermalen Kiementaschen mit den zwischen-
liegenden Kiemenbogen und den sie stützenden absteigenden Skelet-
spangen. Als Stammgefässe der Kiemenbogen sind ebenfalls überall
Aortenbogen vorhanden, die jedoch nicht sämtlich homolog sind (s. u.).

2. Zuerst entstanden Darmkiemen in den Kiementaschen (Entero-
branchier), erhielten sich aber nur bei den Cyklostomen und bildeten
sich bei den übrigen uns bekannten Fischen nebst den ganzen Taschen
zurück, um durch die an der Aussenseite der Kiemenbogen neugebildeten
Hautkiemen ersetzt zu werden (Dermatobranchier). Darmkiemen und
Hautkiemen sind also nur analoge, nicht homologe Bildungen. Spritz-
lochkieme und Pseudobranchie sind Rudimente einer Darmkieme der
ersten Kiementasche.

3. Die inneren Aortenbogen der Enterobranchier haben sich als
Kiemenarterien ausser bei den Cyklostomen noch erhalten in den Kiefer-
bögen mit rudimentären Darmkiemen aller Fische, ferner in den Hyoid-
und Kiemenbogen der Selachier; in denselben Visceralbogen der Teleo-
stomen wurden sie durch neue und venös werdende Aortenbogen (Kiemen-
venen) ersetzt, die bereits während des Kiemenwechsels entstanden.
Zu den Aortenbogen der Selachier gesellten sich proximale Kiemenvenen,
zu den Aortenbögen der Teleostomen distale Kiemenarterien.

4. Die Schutzvorrichtungen für die Hautkiemen bestehen in platten-
förmigen Auswüchsen der Aussenseite der Hyoid- und Kiemenbogen,
die teils als Septen die mit ihnen verwachsenen Kiemen tragen, und
teils als freie Kiemendeckel über sie hinausragen. Die Kiemendeckel
der meisten recenten Selachier verbinden sich zu den Kiemensäcken,
die jedoch den bekannten älteren Selachiern (Chlamydoselachus, Pleur-
acanthus) fehlen, daher relativ junge Bildungen sind und mit den Kiemen-

taschen der Cyklostomen nichts gemein haben. — Die Teleostomen besitzen nur grosse hyoidale Kiemendeckel, an den Kiemenbogen aber nicht einmal Septen; ihre angeblichen rudimentären Septen sind nur unmittelbare Verwachsungen der Kiemenblättchen und keineswegs von den Kiemensäcken der Selachier abzuleiten.

5. Nach den Befunden der Kiemenbildung sind die Cyklostomen die Vertreter des ältesten Typus der Fische, nämlich der Enterobranchier; die von letzteren abstammenden Dermatobranchier divergierten von Anfang an mindestens in den zwei Richtungen, die zu den gegenwärtigen Selachiern und den Teleostomen führten.

6. Im Kiemendarm der Ammocoeten findet sich ein weiteres Zeugnis für das angegebene hohe Alter der Cyklostomen. Denn unter allen Fischen haben nur die Ammocoeten die rinnenförmige Anlage der Schilddrüse, ihre Verbindung mit seitlichen Wimperrinnen und ihre Funktion, die mikroskopischen Nahrungsteilchen in einen Schleimballen einzubetten, also die unverkennbaren Merkmale einer echten Hypobranchialrinne der Tunikaten und Leptokardier beibehalten.

Gegenbaur (01) betont dagegen von neuem mit Bestimmtheit, dass bei Selachiern wie bei den Cyklostomen die ersten Kiemenanlagen streng an Gebiete des Entoderms geknüpft sind. Wohl aber erkennt Gegenbaur an, dass der Nachweis des ektodermalen Ursprungs der Amphibienkiemen durch Goette und Maurer erbracht ist.

Betreffend die Entwicklung des Deckepithels der Kiemenlamelle der Knochenfische bemerkt Biéatrix (95), dass er dasselbe als gemischt betrachte im Gegensatz zu Maurer, welcher die Fischkiemen für entodermale Bildungen hält. Biéatrix schliesst sich Dohrn an, welcher für die Selachier sagt: Die Kiemen sind weder ekto- noch entodermal.

Kerr (00) giebt eine eingehende Beschreibung der Entwicklung der äusseren Kiemen und der Kiemenspalten von *Lepidosiren paradoxa* Fitz. Die Lungenatmung wurde zuerst zu einer Zeit wahrgenommen, zu der die äusseren Kiemen noch voll entwickelt waren. Ungefähr in der sechsten Woche nach dem Ausschlüpfen sind die äusseren Kiemen verloren.

Beim männlichen Individuum von *Lepidosiren paradoxa* Fitz finden sich an den hinteren Extremitäten von Lankester beschriebene Papillen. Während des grössten Teiles des Jahres sind dieselben unbedeutend. Zur Fortpflanzungszeit wachsen dieselben innerhalb zwei oder drei Wochen zu 2 bis 3 Zoll langen, blutroten (von ihrem starken Gefässgehalt) Fäden aus. Nach der Fortpflanzungszeit verschwinden die Fäden rasch wieder durch Atrophie. Kerr schliesst sich der Ansicht von Lankester an,

dass diese Fäden zu dieser Zeit intensiver vitaler Thätigkeit als accessorische Atmungsorgane dienen.

Atmungsapparat der Amphibien.

Die Neubearbeitung der Ecker-Wiedersheimschen Anatomie des Frosches durch E. Gaupp (01) giebt in dem 1901 erschienenen Teil auch eine Darstellung des Respirationstraktus. Die Schilderung ruht durchaus auf vergleichend-anatomischer Basis und berücksichtigt auch den feineren Bau der Organe. Gaupp bietet in der nun wieder ganz modern gewordenen Anatomie des Frosches zunächst die makroskopischen Verhältnisse des Respirationstraktus, Muskulatur und Skelet der Stimmlade in einer auf genaues Litteraturstudium und eingehende eigene Untersuchungen begründeten Darstellung. Aus der sich daran anschliessenden Beschreibung besonders der mikroskopischen Verhältnisse von Stimmlade und Lunge seien im folgenden einige Proben wiedergegeben.

Die Stimmlippe jeder Seite stellt beim Frosch nach Gaupp (01) eine hohe von Schleimhaut überzogene leistenartige Bildung dar, die aussen der Innenfläche des Arytaenoidknorpels ansitzt und in den Raum des Saccus laryngotrachealis vorspringt. Histologischer Bau der Schleimhaut. Zu unterscheiden sind das Epithel und die Tunica propria der Schleimhaut: „Das Epithel ist an den verschiedenen Abschnitten verschieden gestaltet. Der Aditus laryngis wird noch von hohem cylindrischem Flimmerepithel begrenzt; zwischen den Basen der hohen Zellen liegen kleine rundliche Elemente. Dieses Flimmerepithel flacht sich auf der Innenfläche des Arytaenoidknorpels immer mehr ab, die Flimmern werden niedriger. Da, wo der Schleimhautwulst des Aditus laryngis in die glatte Schleimhaut auf der Arytaenoidknorpel-Innenfläche übergeht, finden sich zwischen den Flimmerzellen auch Schleimzellen und selbst spärliche mit Schleimzellen ausgekleidete Krypten. Ganz anders ist der Charakter des Epithels auf der Stimmlippe, wenigstens in der Mitte der Länge derselben. Die Dorsalfläche der Pars basilaris wird begleitet von niedrigem flimmerlosem Epithel, das zweischichtig erscheint. Besonders niedrig sind die Zellen am oberen Rande der Stimmlippe. Gegen den Sulcus longitudinalis hin werden sie wieder höher, und an der der Rima glottidis zugekehrten Fläche der Stimmlippe ist die Epithelschicht besonders dick. Hier besteht ein zweischichtiges flimmerloses Epithel mit hoher unterer und niedrigerer oberer Schicht. Die Zellen der unteren Schicht sind auffallend durch eine basale kernlose Zone. Die Zellen der oberen Schicht zeigen nach Behandlung mit Flemmingscher Lösung,

Hämatoxylin-Eosin einen leicht gelblichen Schimmer. Wieder dünner wird das Epithel am unteren Rande der Stimmlippe; an der Unterfläche der Pars basalis ist es sehr platt, einschichtig; an der Seitenwand des Cavum laryngotracheale geht es in ein nicht sehr hohes cylindrisches Flimmerepithel über, das auch die ganze Ventralwand dieses Raumes bedeckt, untermischt mit reichlichen Becherzellen. Vorn wie hinten findet sich auch auf der Stimmlippe Flimmerepithel, untermischt mit Becherzellen. Abgesehen von den oben erwähnten Krypten unterhalb des Aditus laryngis finden sich nirgends Drüsen oder drüsenähnliche Bildungen.“

„Die Tunica propria der Schleimhaut ist durch den Reichtum an elastischen Fasern ausgezeichnet. Im Gebiete des Aditus laryngis prävaliert das Bindegewebe, hier besteht ein dickes Bindegewebspolster, dem reichlich sternförmige Pigmentzellen eingelagert sind. Ein grosser Teil der Fasern geht von dem oberflächlichen Sehnenblatt des M. dilatator laryngis gegen das Epithel hin. In dem Vestibulum laryngis und im Cavum laryngotracheale überwiegt das elastische Gewebe in der Schleimhaut, und eine besondere Mächtigkeit erreicht dasselbe in der Stimmlippe. Elastisches Gewebe bildet die Grundlage derselben, in Form von reichverzweigten engmaschigen Netzen, mit vielen zelligen Elementen. Die Dichtigkeit dieses Gewebes ist an den einzelnen Stellen verschieden; in der Pars basalis und an der Peripherie der Pars marginalis ist sie beträchtlicher als im Centrum der Pars marginalis.“

Die Pulvinaria vocalia bestehen aus einem Gewebe, das wohl als elastischer oder Netzknorpel bezeichnet werden kann.

Das Ligamentum vocale besteht aus einer vorderen und einer hinteren Hälfte. Jede derselben schliesst sich unmittelbar an das entsprechende Pulvinar vocale an, ist die direkte Fortsetzung desselben und besteht somit ebenfalls aus Netzknorpel. Es ist nicht die von einer dickeren Epithelschicht bekleidete mediale Fläche, sondern der mit dünnem Epithel belegte untere Rand der Stimmlippe, der von den Stimmstäbchen eine Stütze erhält.

Im Innern enthält jede Froschlunge, von der Gaupp eine eingehende makroskopische Beschreibung voranstellt, einen grossen durch den Aditus pulmonis mit dem Cavum laryngotracheale kommunizierenden Hohlraum und eine grössere Anzahl kleinerer durch Septa von einander getrennter wandständiger Kammern („Alveolen“).

Die Alveolen werden durch Septa voneinander getrennt und Gaupp findet mit Küttner, dass sich drei Kategorien von Kammern unterscheiden lassen.

Die Lungenwand und die Septa bestehen vor allem aus glattem Muskelgewebe und faserigem Bindegewebe, wozu dann noch die zahlreichen Blutgefäße kommen. Soweit die Lunge in den Pleuroperitonealraum blickt, wird sie von dem Serosa-Epithel überzogen; die in den Sinus pulmonalis blickenden Teile der Oberfläche erhalten eine Bekleidung durch das Endothel dieses Sinus. Das Innere des Lungensackes wird von einem geschlossenen Epithel-Überzug ausgekleidet.

„Das glatte Muskelgewebe, das die hauptsächlichste Grundlage der Lungenwand und der Septa repräsentiert, bildet feinere und gröbere Balken, die untereinander zusammenhängend ein festes Gerüstwerk herstellen. Die stärksten, dicksten dieser Muskelbalken liegen in den freien verdickten Rändern der Hauptseptä, die Balken in den Rändern der Septa zweiter Ordnung sind entsprechend dünner. Von diesen kräftigen Hauptsträngen der Scheidewandränder gehen dünnere Züge ab, die in den Septis heruntersteigen und mit dem feineren Balkenwerk der äusseren Lungenwand zusammenhängen. (Eine genauere Darstellung des speziellen Verlaufes der Muskelbalken in der Froschlunge liegt bis jetzt nicht vor, wäre aber von Interesse). Unter den Randmuskelbalken der Septa verlaufen die dicken Venen der Lunge.“

„Das Bindegewebe füllt die Zwischenräume zwischen den Muskelbalken und den Gefässen aus und bildet so die Grundlage der Lungenwände. Besonders kräftig ist es in der äusseren Lungenwand; in den Septis ist es lockerer. In der äusseren Lungenwand bildet es die äusserste Schicht, der nach innen die dünnen Muskelzüge aufliegen. Auf diese folgt dann gegen das Lumen hin noch eine dünne subepitheliale Bindegewebsschicht, der die Gefäße eingelagert sind. In den Septis bildet Bindegewebe den Grundstock, die Muskelzüge laufen central, so dass sie beiderseits noch von der gefässführenden Bindegewebsschicht bedeckt sind. Über den dicken Muskelbalken, die den Kämme der hohen Septa eingelagert sind, liegt ein dichteres Bindegewebsspolster, in dem lymphatische Elemente diffus verstreut sind, und in dem sich ausserdem sehr spärlich entwickelte Blutkapillaren finden. Im Gegensatz dazu ist im Grunde der Kammern und an den freien Flächen der Septa das dem Lumen benachbarte und von ihm nur durch das Epithel getrennte (respiratorische) Kapillarsystem sehr reich verzweigt und engmaschig. Das Verhalten in den Kämme der niedrigeren Septa wechselt; entweder liegt auch hier über dem Randmuskelbalken das engmaschige respiratorische Kapillarnetz, oder aber das Verhalten ist so wie in den hohen Septis. — Den eben geschilderten Verschiedenheiten in der Anordnung der Gefäße entspricht auch ein verschiedener Charakter des bedeckenden Epithels.“

Feine elastische Fasernetze sind im Bindegewebe der Lunge nur spärlich entwickelt. Reichlich sind dagegen sternförmige schwarze Pigmentzellen vorhanden.

Hier lässt sich noch passend aufügen, dass nach Ridewood (99—00), welcher den Larynx von *Hymenochirus Boettgeri*, dem dritten neu entdeckten Vertreter der Aglossa, untersucht hat, hier der Larynx dieselben makroskopischen Eigentümlichkeiten zeigt, welche für *Xenopus* und *Pipa* bekannt sind. Es unterscheiden sich demnach sämtliche Aglossa im Verhalten der Kehlkopfknorpel und des Hypobranchialskelets wie durch das Fehlen eines Stimmbandes von den Phaneroglossa.

Nervenendigungen in der Lunge niederer Wirbeltiere.

Max Wolff (02) hat mittelst der Methylenblaumethode die Nervenendigungen in der Lunge von *Siredon pisciformis*, *Rana esculenta* und *Tropidonotus natrix* färben können. Die von Cuccati in der Lunge des Frosches beschriebenen eigentümlichen den Muskelbalken aufliegenden Endnetzplatten (piastretti retiformi) kann Wolff bestätigen, vor allem ihre subepitheliale Endigungsweise. Da Wolff ähnliche Endapparate weder bei *Siredon* noch bei *Tropidonotus* finden konnte, so vermutet er, dass wir in ihnen sensible Organe zu sehen haben, deren Bestimmung es ist, eine durch Reflex vermittelte Regulierung der Füllung des Lungensackes mit Atemluft herbeizuführen, indem sie je nach der Spannung des elastischen Lungensackes mehr oder weniger stark erregt werden.

Mit Sicherheit konnte Wolff intraepitheliale Nervenendigungen nur in der Lunge von *Siredon pisciformis* nachweisen. Hier zweigen sich von den perivaskulären Geflechten Äste ab, welche zum Epithel emporsteigen, in dasselbe eindringen und sich von der Eintrittsstelle aus weithin im Epithel zwischen den Zellen desselben hindurchwinden, wobei sie besonders im erschlafften Lungensack derartig wellig verlaufen, dass das intraepitheliale Nervengeflecht kaum zu entwirren ist.

Diese intraepithelialen Nerven stehen nun in einem eigentümlichen Zusammenhange mit den Epithelzellen. Die zutretende Faser verliert sich nämlich in einem stark granulierten Belage, und zwar konnte Wolff in einigen Fällen beobachten, dass sich an der Bildung dieses Belages, den Wolff als „nervösen pericellulären Belag“ bezeichnet, mehrere Achsencylinder beteiligen. Wolff sieht in diesem Befunde ein Analogon zu den von Held an Ganglienzellen nachgewiesenen, „aus zusammengefüigten Verzweigungen endender Achsencylinderfortsätze anderer Nervenzellen“ entstehenden granulierten Belägen.

Durch die Ergebnisse von Held und Wolff ist, wie Wolff hervorhebt, allen Versuchen, das Eindringen reizleitender nervöser Substanz bis in den Kern der innervierten Zellen zu verfolgen, von vornherein der Boden genommen.

Pleura der Vögel.

Bertelli (01) (vergl. dessen frühere Untersuchungen im 10. Bd. dieser Ergebnisse pag. 325) hat die Entwicklung der Pleura an Embryonen vom Huhn untersucht. Zuerst am zehnten Tage finden sich beim Huhne Pleurahöhlen mit vollständig freien Wänden. Gegen Ende des zehnten Tages sind Lunge und Pleurahöhle in ganzer Ausdehnung von Epithel überkleidet. Bei der Ente zeigen am 18. Tage Pleura visceralis und parietalis keine Adhäsionen untereinander. Erwachsene Vögel besitzen rudimentäre Pleurahöhlen und Pleuren. Die Verwachsung beginnt beim Huhn am siebenten Tage, am 14. Tage sind laterale und dorsale Lungenwand in ganzer Ausdehnung auf die entsprechende Oberfläche der Pleurahöhle gestützt (appoggiate). Die Verbindung zwischen Pleura pulmonalis und parietalis erfolgt vermittelt Bindegewebsefäden, welche zwischen ihnen grosse freie Flächen der Blätter lassen, oder durch Verschmelzung auf immer sehr ausgedehnten Strecken. Die Verbindung durch Bindegewebsefäden fand sich bei den Gallinacei (*Gallus domesticus*, *Meleagris gallopavo*); die Verbindung durch Fusion der Pleurablätter bei den Palmipediern (*Cygnus* oder *Anas boschas*), bei *Columba domestica*, *Passer Italiae*, und *Buteo vulgaris*. Beim erwachsenen Huhn findet sich dieselbe fundamentale Anordnung, welche sich beim Huhn in den letzten Bebrütungstagen findet. Die Adhärenz der Pleurablätter erfolgt durch dünne Bindegewebsefäden, welche nicht sehr zahlreich sind und zwischen ihnen die Pleurahöhle in grosser Ausdehnung frei lassen. Bei denjenigen Individuen, bei denen die Verbindung durch Verschmelzung erfolgt, ist Lunge und Thoraxwand vermittelt eines Bindegewebsstratums verbunden, welches aus der Adhärenz der Pleura pulmonalis mit der Pleura parietalis resultiert. Das Epithel ist dann fast ganz verschwunden, die Verschmelzung zeigt kleine seltene Unterbrechungen, in welchen die Blätter getrennt bleibend, epitheliale Auskleidung zeigen.

Atmungsapparat der Säugetiere und des Menschen.

Neben den bereits oben genannten Darstellungen von Nicolas (Mensch) und Gegenbaur (Vergleichende Anatomie) sind hier, ehe

ich an die speziellen Kapitel herantrete, einige Arbeiten zu erwähnen, welche den gesamten Atmungsapparat verschiedener Species zum Vorwurf haben.

Zuckerkandl (00) giebt eine eingehende makroskopische Beschreibung des Atmungsapparates (Kehlkopf, Trachea, Lunge) von *Chiromys madagascarensis*. In der Epiglottis liegt eine Modifikation des Knorpel vor, die sich am passendsten durch die Bezeichnung Fettknorpel charakterisieren lässt; ebenso bei *Lemur varius*. Zuckerkandl hält für zweifellos, dass der eigentümliche Bau der Epiglottis bei *Chiromys* und *Lemur varius* eine sekundäre, aus einer Metamorphose des ursprünglich hyalinen Kehildeckelknorpels hervorgegangene Bildung darstellt (ähnlich verhält sich der Epiglottisknorpel der Ratte nach Leydig und der Unterzungenknorpel von *Stenops gracilis* nach Gegenbaur).

Der Atmungsapparat des Menschen hat durch Nicolas (98) in Poiriers Lehrbuch der menschlichen Anatomie pag. 393—556 eine eingehende Beschreibung erfahren, in welcher unter Beigabe zahlreicher guter älterer und neuerer Abbildungen nicht nur der makroskopische Bau der betreffenden Organe geschildert wird, sondern auch der feinere Bau Berücksichtigung findet, so z. B. die Ergebnisse von Miller, Retzius und anderen. Nicolas giebt auch ein umfassendes Verzeichnis der einschlägigen Litteratur.

Mehnert (01) berichtet über progressive Lageveränderungen, welche der Respirationsapparat während des individuellen Lebens beim Menschen erfährt. Die Untersuchung wurde einerseits an Leichen angestellt, andererseits diente eine grössere Serie von Lebenden zur Kontrollprüfung. Beide Untersuchungsreihen haben zu demselben Resultat geführt und gezeigt, dass der ganze Respirationstraktus von der Geburt an bis in das späteste Greisenalter hinein tiefer sinkt. Mehnert bezeichnet diesen ganzen Erscheinungskomplex als „Altersdescensus.“ Der specielle Nachweis des Altersdescensus des Respirationstraktus gründet sich auf dem Nachweise von Altersverschiebungen des Ringknorpels, der Luftröhrengabelung (*Bifurcatio*) und der unteren Lungenränder. Der Altersdescensus des Respirationsapparates geht nicht aus einem Kausalmomente allein hervor, sondern resultiert aus mehreren Faktoren, welche sich an seinem Zustandekommen in verschiedener Wertigkeit beteiligen. Es sind dies speziell:

a) Bei Kindern und jungen Leuten: Die Elastizität und Dehnbarkeit und das Wachstum jenes muskulös bindegewebigen Suspensorial-

apparates, welcher die Luftröhre und unmittelbar durch dieselbe auch die Lungen mit der Schädelbasis verbindet.

b) Nach Abschluss des Wachstumes: die Alterserschaffung des muskulösen bindegewebigen Suspensorialapparates.

Ausserdem wird der Descensus noch gesteigert oder begünstigt durch:

c) Altersneigung der Schädelbasis.

d) Altersverkürzung der Wirbelsäule infolge von seniler Krümmung derselben und Höhenabnahme der Zwischenwirbelscheiben.

e) Herabsinken der Zwerchfellkuppe, infolge der Altersneigung der Rippen.

Kehlkopf.

Göppert (01) hat unter besonderer Berücksichtigung der Monotremen die vergleichende Anatomie des Kehlkopfes und seiner Umgebung bearbeitet. Seine Resultate bestätigen die Richtigkeit der Grundanschauungen über die Herkunft der Säuger, wie sie in den Arbeiten von Gegenbaur, Häckel und Fürbringer niedergelegt sind. Letzterer postulierte die ehemalige Existenz einer Gruppe von Proamphibien (Protetrapoden), aus denen sich in divergenter Richtung drei Stämme, die Vorfahren der heutigen Amphibien, die Prosauropsiden und die Promammalia abzweigten. Bei Betrachtung der einzelnen Teile des Larynx findet Göppert überall weitere Belege für die Richtigkeit dieser Vorstellung. Die mannigfachen Übereinstimmungen, welche sich im Bau des Kehlkopfes bei diesen drei Gruppen finden, müssen als Konvergenzerscheinungen aufgefasst werden. Bei Vergleich von *Echidna* und *Ornithorhynchus* ergibt sich, dass fast in allen Punkten, in denen Verschiedenheiten zwischen beiden Arten hervortreten, *Echidna* den primitiveren Zustand erhalten hat. Man betrachte z. B. den Kehlkopfeingang: bei *Ornithorhynchus* ist die Epiglottis viel vollkommener dem Aditus laryngis angeschlossen als bei *Echidna*; ferner die Gestalt des Epiglottisknorpels beider Arten: nur bei *Echidna* ist die ausgesprochene Paarigkeit erhalten, bei *Ornithorhynchus* in Zusammenhang mit dem beginnenden Anschluss an den oberen Thyreoidrand unterdrückt. Am Thyreoid ist der zweite Bogen bei *Ornithorhynchus* schon erheblich weiter gegen den ersten verlagert, als bei *Echidna*. Das Fehlen des dorsalen Abschlusses des Ringknorpels, der Mangel einer Abgrenzung desselben gegen das Trachealskelet zeigen endlich bei *Echidna* auch dieses Skeletstück im Rückstand gegenüber seiner Entwicklungsstufe bei *Ornithorhynchus*.

Ornithorhynchus ist offenbar in manchen Teilen seiner Organisation einen Schritt weiter auf der von der Entwicklung der Säuger eingeschlagenen Bahn als Echidna.

Auf der anderen Seite besitzt auch Echidna ganz spezialisierte Einrichtungen, die keineswegs primitiven Charakter tragen (man denke z. B. an das Verhalten der mechanisch wirkenden Zungenpapillen, welche bei Ornithorhynchus entschieden ursprünglicheren Charakter zeigen. Ref.).

Gegenüber den Verschiedenheiten, welche zwischen beiden Monotremen bestehen, fallen auf dem von Göppert untersuchten Gebiet ihre Übereinstimmungen um so mehr in die Augen. Die Lage des Larynx hinter dem Velum palatinum, der Aufbau des Thyreoids aus zwei sowohl im fertigen Zustande wie durch die Entwicklung deutlich charakterisierten Visceralbögen, das Verhalten des Epiglottisknorpels, die Anordnung der Muskulatur sind Eigenschaften, welche die Monotremen mit den höheren Säugetieren verbinden, sie dagegen scharf von den Reptilien trennen.

Vielfach sind die Monotremen dabei primitiver als die Placentaler und öfters auch als die Marsupialier. Hierher gehört das Fehlen des Arcus palatopharyngeus und der hintere Abschluss der Mundhöhle durch Plicae palatoepiglotticae, denen ausserhalb des Schluckaktes die Unterfläche des weichen Gaumens auflagert. Besonders fällt die Ursprünglichkeit des Aufbaues des Thyreoids in die Augen, an dem die Copula und zwei Bogenpaare noch ganz distinkt zu unterscheiden sind. Ein zweites Beispiel bietet der Dilator laryngis, der bei den Monotremen wie auch bei den Marsupialiern die Verlagerung seines Ursprunges vom letzten Thyreoidbogen auf das Krikoid noch nicht vollendet hat. Auch das Fehlen eigentlicher Stimmbänder ist hier anzuführen.

Auf der anderen Seite ist aber die Entwicklung der Monotremen mehrfach eigene Wege gegangen, und Eigentümlichkeiten der Organisation, die man keineswegs als primitiv deuten kann, unterscheiden die Gruppe von den übrigen Mammaliern. Eine derartige Besonderheit bilden die hoch entwickelten Klappen an der unteren Grenze des Pharynx, die Valvulae pharyngoesophageae, denen nur bei einzelnen höheren Säugern unbedeutende Falten entsprechen.

Bemerkenswert ist endlich, dass bestimmte Eigentümlichkeiten Marsupialier und Monotremen verbinden und von den Placentaliern unterscheiden, so z. B. im Verhalten der Schliessmuskulatur.

Die Arbeit selbst gliedert sich in folgende Teile: 1. Der Kehlkopfengang und seine Umgebung; 2. Das Skelet des Kehlkopfes;

3. Die Muskulatur des Kehlkopfes; 4. Die Nerven des Kehlkopfes. Von den speziellen Resultaten, über welche Göppert an einigen Stellen der Arbeit Zusammenfassungen giebt, erwähne ich noch folgende: Die Epiglottis ist schon sehr frühzeitig in der Vorfahrenreihe der Säuger aufgetreten und lässt sich mit der Epiglottis der Saurier vergleichen. Die Epiglottis ist aber kein gemeinsamer Besitz aller Saurier, sondern offenbar in den verschiedenen Abteilungen selbständig erworben und lässt sich schon aus diesem Grunde mit der Säugerepiglottis nicht wirklich homologisieren, denn mit keiner Ordnung der Saurier besitzen die Säuger direkte genetische Verbindung. Die Plicae aryepiglotticae der Säuger sind homolog den Falten, welche seitlich den Aditus laryngis der Amphibien und Reptilien begrenzen (Plicae aryaenoideae). Der Anschluss des Kehlkopfes an die Nasenhöhle ist ein Besitz, den die Säuger mit vielen Sauropsiden teilen, doch ist die spezielle Art des Anschlusses, welche Göppert eingehend schildert, und ihre Folge für den Speiseweg für die Säuger charakteristisch.

Im Inneren des Kehlkopfes der Monotremen unterscheidet Göppert zwei Abschnitte, einen oberen, an dessen Umrandung die Arytaenoide beteiligt sind, der also einer Erweiterung und Verengung fähig ist, und einen unteren, vom Krikoid umrahmten Raum. Der obere Teil ist dorsal vom Arytaenoid, ventral von dem ventralen Teil der Schliessmuskulatur (*M. thyreo crico aryaenoideus*) begrenzt. Das Bindegewebe der Schleimhaut, der die oralen Teile des ventralen Schliessmuskels anliegen, ist erheblich verstärkt und schimmert bei *Echidna* durch das Epithel weisslich durch (vergl. Albrecht). Mit dieser Bindegewebsschicht ist das Perichondrium der nach vorn gerichteten Kante der Arytaenoide in Verbindung, so dass die ventralen Teile der seitlichen Kehlkopfwand unbedingt die Bewegungen der Arytaenoide mitmachen müssen. Von Stimmbändern ist bei Monotremen noch keine Rede. Es fehlt auch jede Spur einer dem *Ventriculus Morgagni* vergleichbaren Bildung. Bei *Echidna* sah Göppert jederseits eine flache Rinne, die dem oralen Rande des *M. thyreo crico aryaenoideus* entspricht und dadurch zu stande kommt, dass der muskelfreie Teil der Plicae ary epiglotticae leicht gewulstet gegen das Lumen etwas vorragt.

Die Entwicklung der *Cartilago thyroidea* hat Göppert an jungen *Echidna*-Embryonen untersucht und findet, dass sowohl der erste, wie der zweite Bestandteil des Thyreoids auch in der Anlage sich als Kiemenbögen und zwar als Skeletstücke des vierten und fünften Visceralbogens erkennen lassen, wodurch die von Dubois begründete Lehre (Zurückführung des Thyreoids auf zwei Visceralbögen) ihre Bestätigung

findet, wie auch schon His das Material des vierten, Kallius das des vierten und fünften Visceralbogens des Embryo der Anlage des Thyreoids der höheren Formen zuwies.

Der Epiglottisknorpel der Monotremen zeigt nirgends die bei höheren Formen so verbreiteten von Drüsen eingenommenen Durchbrechungen und Defekte. Göppert beschreibt die Gestalt dieses Knorpels bei *Echidna* und *Ornithorhynchus* eingehend. Während bei *Echidna* der Knorpel an der Basis paarig ist, konnte Göppert diese von Gegenbaur beschriebene Paarigkeit der Basis bei *Ornithorhynchus* nicht finden. Auch bei Marsupialiern fehlt Paarigkeit. Auch von zahlreichen höheren Säugetieren giebt Göppert eine eingehende Beschreibung der Gestalt und der Verbindungen des Epiglottisknorpels unter Beigabe instruktiver Textfiguren. Die Befestigung am Thyreoid ist eine spätere Erwerbung einzelner Ordnungen, die wieder auf direktem oder indirektem Wege erreicht wird. Die direkte Befestigung (ohne Haftfortsätze) ist bereits bei *Ornithorhynchus* in Vorbereitung, bei den Marsupialiern liegt sie schon vollendet vor. Das Epiglottisskelet ist bei *Echidna* ein verhältnismässig einfach geformtes Gebilde, was Göppert als ursprünglichsten Zustand deutet. Bei den höheren Formen entwickelt es eine erhebliche Plastizität, es gehen Fortsatzbildungen verschiedener Art von ihm aus, die sich sogar zu selbständigen Stücken abgliedern können (*Cartilago Wrisbergii*, Ventrikeleingangsknorpel der Muriden und Arvicoliden).

Gegenbaur hat den Epiglottisknorpel der Monotremen für hyalin erklärt. Symington hat bei *Echidna* und *Ornithorhynchus* reichliche elastische Fasern im Epiglottisknorpel nachgewiesen. (Orceinfärbung). Göppert bestätigt (gleichfalls mit Orceinfärbung) diesen Befund und giebt eine eingehende Beschreibung des feineren Baues des Epiglottisknorpels bei diesen und verschiedenen höheren Wirbeltieren. Die elastische Beschaffenheit kann jedoch nicht, wie Symington will, dem Epiglottisknorpel eine besondere Stellung gegenüber anderen aus Hyalinknorpel bestehenden Stücken zuweisen. Wie aus den Untersuchungen von Spuler hervorgeht, kann ursprünglich hyalinem Knorpel ein elastisches Netzwerk sekundär eingelagert werden. Es spricht alles dafür, dass der elastische Knorpel sich wenigstens phylogenetisch aus hyalinem herausgebildet hat.

Der Gegenbaurschen Ableitung des Epiglottisknorpels vom vierten Kiemenbogen spricht Göppert das höchste Mass von Wahrscheinlichkeit zu, obwohl sich ergab, dass der Epiglottisknorpel auch

bei den Monotremen nicht in einem Kiemenbogen ontogenetisch angelegt wird.

Arytaenoid, Krikoid und Trachealring fasst Göppert als Abkömmlinge einer bei niederen Amphibien in ursprünglichster Form erhaltenen einheitlichen, beiderseits dem Luftweg angeschlossenen *Cartilago lateralis* auf, deren von Gegenbaur von dem fünften Kiemen (siebenten Visceral-) bogenpaar angenommene Herkunft, Göppert bestätigt findet. Bei Betrachtung des fertigen Zustandes und der Entwicklung des primären Laryngotrachealskeletes der Monotremen findet Göppert in mehrfacher Weise die Zusammengehörigkeit aller seiner Teile bezeugt. Dazu gehört der bei *Echidna* besonders hervortretende Mangel einer scharfen Abgrenzung des Krikoids gegen die Trachealringe, ferner die Kontinuität der Anlage der Arytaenoide mit der der seitlichen Teile des Krikoids, die auch durch Kallius bei menschlichen Embryonen erwiesen und in demselben Sinne aufgefasst wurde. Endlich ist hierher die vielfach sich zeigende Verbindung zwischen den dorsalen Enden der fertigen und der in Entwicklung begriffenen Trachealringe zu rechnen. Alle derartigen Zusammenhänge zwischen den Bestandteilen des Laryngotrachealskeletes liegen seitlich vom Luftweg und lassen die Lage der *Cartilago lateralis*, der sie entstammen, noch feststellen. — An den Arytaenoiden der Monotremen und ebenso der Marsupialier (*Symington*) ist besonders die Verbindung zu beachten, die beide dorsal in der Medianebene miteinander eingehen. Bei *Echidna*-Embryonen hängen beide kontinuierlich zusammen, was darauf hindeutet, dass bei den Vorfahren der Monotremen die Arytaenoide bzw. *Partes arytaenoideae* der *Cartilagines laterales* miteinander in kontinuierlichem Zusammenhang standen. Das gleiche müsste dann für die Marsupialier gelten. Dieser Zusammenhang macht auch das Auftreten der Prokrikoide verständlich.

Auch bezüglich der Muskulatur des Kehlkopfes ergibt sich bei vergleichender Betrachtung von Amphibien, Reptilien und Säugern, dass von dem Urzustand mehrfache Wege ausgehen, die verschieden verlaufend, doch einem gleichartigen Ziele zustreben. So wurde für den *Dilatator laryngis* in der Phylogenese mehrfach der primitive Ursprung von der Nackenfascie aufgegeben und erfolgte der Übertritt auf das Visceralskelet. Verschiedene Teile desselben wurden hierzu genommen, je nach dem Zustande, in dem es sich darbot. Dann erfolgte wiederum mehrfach in der Tierreihe der Übertritt auf das Krikoid. Auch die Schliessmuskulatur der Säuger, einschliesslich Monotremen findet in jedem einzelnen Punkt Parallelen innerhalb der Amphibien- und Reptilienklasse, und doch sind die Besonderheiten derart, dass man eben nur

von Analogien sprechen und allein in dem primitivsten Zustand der Muskeln den Urzustand auch für die Säuger annehmen darf. Und dieser Urzustand besteht in dem Vorhandensein von zwei primitiven Paaren von Schliessmuskeln, Laryngei dorsales und ventrales, wie sie sich bei manchen niederen Amphibien bis heute erhalten haben. Dagegen ist nicht anzunehmen, dass die Konstriktoren des Kehlkopfes aus einem Ringmuskel hervorgegangen sind, wie auch durch die Entwicklung der Kehlkopfmuskeln bewiesen wird. Bezüglich der vielen Einzelheiten ferner der eingehenden Schilderung des Monotremenkehlkopfs im besonderen wie auch der Nerven des Kehlkopfs wird auf die Originalarbeit verwiesen.

Benham (01) giebt eine eingehende makroskopische Schilderung des Larynx einiger Wale (*Cogia*, *Balaenoptera rostrata* und *Ziphius*) wobei Knorpel und Muskulatur des Kehlkopfes besonders eingehende Berücksichtigung finden. Stimmbänder fehlen, sogar jedes Rudiment derselben. Dubois, der Stimmbänder bei Cetaceen läugnet, ist also Murie, welcher bei Rissos *Grampus* solche annahm, gegenüber im Recht. Die Annahme Muries gründet sich auf das Vorhandensein von parallelen Falten an der Epiglottisbasis, welche jedoch von der Epiglottis zum Thyreoid statt vom Arytaenoid zum Thyreoid ziehen. Möller (01b) giebt eine möglichst erschöpfende Darstellung der Kehlkopfmuskulatur des Menschen, welche auf eigenen Untersuchungen begründet ist und gleichzeitig auf die Verhältnisse bei den übrigen Säugetieren genügende Rücksicht nimmt.

Scheier (01) hat die Ossifikation des Kehlkopfes vermittelst Röntgenstrahlen untersucht. Die Verknöcherung des menschlichen Kehlkopfes beginnt nach Bichat um das 36.—40. Jahr, nach Henle in der Regel beim Manne zwischen dem 40. und 50. Jahre, beim Weibe viel später. Nach Sappey beginnt sie beim Manne im 40.—50. Lebensjahre, zuweilen etwas früher, bei der Frau dagegen zeigt sich der Beginn der Ossifikation im allgemeinen zwischen dem 70.—80. Jahre. Ja bei mehreren Kehlköpfen von Frauen, welche dieses Alter erreicht hatten, existierte nach Sappey noch keine Spur eines Knochenkernes. In den meisten grösseren Handbüchern der Jetztzeit finden wir den Anfang des Verknöcherungsprozesses in das mittlere oder vorge-rücktere Lebensalter hineinverlegt. So giebt Moritz Schmidt in der neuesten Auflage seines berühmten Lehrbuches an, dass die Kehlkopfknorpel erst nach dem 40. Jahre zu ossifizieren anfangen.

Scheier findet nun, dass die Verknöcherung bedeutend früher beginnt, als man meist bisher annahm. Schon im 19. Lebensjahr finden

sich im hinteren Teil des Schildknorpels die ersten Spuren des Knochengewebes. Die Verknöcherung des Kehlkopfes beim Menschen ist demnach als ein ganz normaler Prozess, als ein physiologischer Vorgang anzusehen, welcher ungefähr um die Zeit, wo die übrigen Skeletteile ihr Wachstum abschliessen, seinen Anfang nimmt.

Bezüglich Ausbreitung der Verknöcherung der einzelnen Knorpel des Kehlkopfes, welche Scheier eingehend in Wort und Bild zur Darstellung bringt, ergaben sich keine wesentlichen Differenzen von der Darstellung von Chievitz, so wird besonders der verschiedene Verlauf der Verknöcherung des Schildknorpels bei beiden Geschlechtern bestätigt. Auch bezüglich der feineren histologischen Verhältnisse der Ossifikation des Kehlkopfes kann Scheier die Ergebnisse von Schottelius und Chievitz bestätigen und erweitern.

Ferner untersuchte Scheier die Verknöcherung des Kehlkopfes bei Tieren. Er findet beim Pferde vermittelt Röntgenstrahlen frühzeitig, schon nach dem ersten Lebensjahre eine Verknöcherung an der Stelle, wo die beiden Schildknorpelplatten vorn zusammenstossen. Eine vollkommene Verknöcherung findet sich schon im 8.—10. Jahre. Auch beim Rinde (einjährig) zeigen sich im vorderen Teil der Schildknorpelplatte an der Stelle des Schildknorpelwinkels, von welcher die Stimmbänder ausgehen, die primären Knochenkerne. Bei Hunden im Alter von 7—8 Jahren fand sich schon eine starke Verknöcherung des Kehlkopfes.

Eingehende Würdigung finden in der Arbeit Scheiers besonders auch die Unterschiede zwischen männlichem und weiblichem Kehlkopf, wobei sich auch ergab, dass sich vermittelt Röntgenstrahlen feststellen liess, dass bei Eunuchen die Verknöcherung des Kehlkopfes nach dem weiblichen Typus verläuft.

Endlich konstatierte Scheier durch Röntgographie von Seriengeschnitten, dass sich auch im feineren Bau der Spongiosa, in der inneren Architektur des ossifizierten Kehlkopfes eine gewisse Regelmässigkeit und Gesetzmässigkeit erkennen lässt.

Citelli (01) beschreibt die Larynxschleimhaut des Menschen, Im Vestibulum des Larynx ist das Epithel platt, geschichtet, hinten fast auf der ganzen Höhe, vorn in der oberen Hälfte, in der Gegend der Chordae ist das Epithel auf den oberen Chordae hauptsächlich flimmerndes Cylinderepithel, auf der unteren Chorda grösstenteils platt, besonders flimmerndes Cylinderepithel hinten in den mittleren und unteren Teilen der Regio aryaenoidea. Im Vestibulum zeigt das Chorion keine Papillen; auf den Chordae vocales (inferiores) zeigt es dagegen charakteristische

Papillen. Innerhalb der Portio sesamoidea dieser Chordae beschreibt Citelli eine kleine Drüse.

Eine genaue Beschreibung der menschlichen Larynxschleimhaut giebt Nicolas (98), eine kurzgefasste Sobotta (02).

Drüsen der Atmungswege.

Es ist bekannt und seit Frankenhäuser durch zahlreiche Autoren (vergl. diese Ergebnisse Bd. 8. pag. 200 ff.) nachgewiesen — in diesem Jahre wieder durch Sobotta (01) und Maziarski (01b) —, dass die Drüsen der Atmungswege der Säugetiere und des Menschen dem gemischten Typus angehören. Eine eingehende neuere Darstellung über die Anordnung dieser Drüsen und über das vorwiegende Vorkommen des einen oder anderen Typus der Schläuche (seröse oder Schleimzellen) bei verschiedenen Säugetieren fehlt dagegen, sodass hier jeder kleine Beitrag erwünscht ist. Bonne macht einige einschlägige Angaben.

Bonne (01a und b) findet: Die Menge der Drüsen wechselt sehr von einer Art zur anderen; sehr zahlreich beim Menschen und den grossen Säugetieren, fehlen sie fast vollständig bei den Nagetieren, bei denen andererseits die Drüsen der Trachea in gleicher Weise sehr dünn gesät sind.

Beim Schaf und besonders beim Hund sind die serösen Acini bei weitem die zahlreichsten. Beim Rind sind seröse und muköse Acini in ihrer Zahl fast gleich.

Es finden sich gemischte Acini, welche nebeneinander liegende muköse und seröse Zellen enthalten, geordnet oder ungeordnet, auch in Giannuzzischen Halbmonden liegend.

Endlich finden sich nach Bonne Zellen, welche Übergangsstadien darstellen zwischen der serösen und mukösen Struktur. Als solche Übergangsstadien betrachtet Bonne Zellen, welche in ihrem Basalteile Zymogenkörner enthalten und deren Apikalzone charakteristische Schleimfärbereaktion zeigt, ferner gekörnte Zellen mit zugespitztem Fuss, welcher unter den Körper der benachbarten Zelle eindringt.

Die Ausführungsgänge nehmen deutlichen Anteil an der Sekretion; an den gefiederten (pennées) oder schlauchförmigen verzweigten Drüsen ist es leicht wahrzunehmen, dass die Zellen sich dem aquiparen Typus nähern, in dem Masse, als man sie an Punkten betrachtet, welche der Mündung des Kanals an der Schleimhautoberfläche benachbarter sind oder im Grunde einer Falte. Dieser Übergang ist ziemlich deutlich bei den serösen oder zymopoëtischen Drüsen; er ist es gleichfalls, aber schwieriger zu verfolgen in den muciparen Drüsen.

Ferner teilt Bonne (01a und b) mit, dass sich bei den Nagern unter den Drüsen, welche nach aussen vom Knorpelring liegen, Acini finden, welche Flimmerzellen enthalten; die Flimmerzellen scheinen keinen Anteil an der Sekretion zu nehmen. Dagegen kommen bei denselben Tieren wahre Krypten vor; Schleimhauteinstülpungen, welche vollständig den Lieberkühnschen Drüsen des Darmes gleichen; die Zellen des tiefen Teils des Schlauches zeigen keine Cilien und sind niedriger als die der Oberfläche.

Maziarski (01b) findet in der Schleimhaut des Kehlkopfes mit der Epiglottis, der Luftröhre und den Bronchien beim Menschen zwei Arten von Drüsen: Schleimdrüsen mit Giannuzzischen Halbmonden und seröse Drüsen. Daneben findet er in den Schleimdrüsen die Endstücke, aus protoplasmatischen Zellen bestehend, welche das Aussehen von serösen Zellen haben.

Die mit protoplasmatischen Zellen ausgekleideten Schläuche besitzen ein bedeutend breiteres Lumen, als das in den Eiweissdrüsen und er mangeln der „intercellularen“ Kapillaren, sie sind daher nicht als seröse sondern als Schleimtubuli zu betrachten, deren Drüsenepithel sich im Ruhezustand befindet. Dagegen existieren selbständig seröse Drüsen, ihre Ausführungsgänge münden gewöhnlich in die Ausführungsgänge der Schleimdrüsen, wie dies richtig Frau Fuchs-Wolfring bemerkt hat.

Die Schleimdrüsen der Atmungswege des Menschen zeigen einen Bau, welchen Maziarski alveolär tubulös-nennt. Der Ausführungsgang geht, sich verzweigend, in Drüsenschläuche über, welche, sich verästelnd, mit einer Reihe von überwiegend kugelförmigen Bildungen endigen. Die Grösse der Bläschen ist ziemlich bedeutend; die kleinsten besitzen im Durchmesser 0,05 mm bis 0,095 mm, die Dicke ist nur 0,08 mm, die Gänge, die sich mit den Drüsenschläuchen verbinden, betragen im Durchmesser 0,07 mm. Die Giannuzzischen Halbmonde bedecken die Enden der Schläuche oder sie sitzen auf der grössten Konvexität der kugelförmigen Bildungen auf.

Die Eiweissdrüsen der Atmungswege beim Menschen zeigen einen ganz anderen Bau, als die Schleimdrüsen. Die Endstücke sind Schläuche die eine ziemlich bedeutende Länge und veränderliche Weite besitzen. Die Länge beträgt von 0,03 bis 0,2 mm, die Breite von 0,02 bis 0,04 mm. Die Ausführungsgänge unterliegen einer ziemlich bedeutenden Erweiterung, dort, wo mehrere Drüsenschläuche in den Ausführungsgang gemeinsam münden. Diese serösen Drüsen nennt Maziarski tubulös.

Elastisches Gewebe des Atmungsapparates.

Bei den früheren Besprechungen des elastischen Gewebes der Atmungswege in diesen Ergebnissen (Bd. 8, pag. 203 ff. Bd. 9, pag. 191 ff. Bd. 10, pag. 365 f.) und in den zugehörigen Litteraturverzeichnissen figurieren die Titel einiger Arbeiten, deren Inhalt mir damals unbekannt blieb, inzwischen jedoch durch die Güte von Herrn Geheimr. Prof. Dr. Fr. Merkel zugänglich geworden ist, sodass ich nunmehr darüber berichten kann.

Trachea: Livini (98) erinnert daran, vergl. auch Livinis frühere Untersuchungen über den Bau der Trachea in diesen Ergebnissen Bd. 6 pag. 135 f., dass die Trachea beim Menschen wie bei niederen Wirbeltieren reich an elastischen Fasern ist und dass sich stets unter dem Epithel eine starke Längsschicht elastischer Fasern findet. Letztere entwickelt sich beim Menschen sehr früh. Sie ist schon beim menschlichen Embryo von 13 cm. Länge erkennbar, in welchem Alter sich in dem fraglichen Organ sonst noch keine so wohl differenzierten elastischen Fasern erkennen lassen, mit Ausnahme einiger in der hinteren Wand von dem einen Ende der Ringe zum anderen verlaufenden Fasern. In diesem Stadium beginnt auch schon die Drüsenbildung als einfache Epitheleinstülpungen, wenig zahlreich und wenig entwickelt in der hinteren Wand. Von da an macht die Entwicklung des elastischen Gewebes rasche Fortschritte und erreicht beim Embryo von 35 cm. eine ausserordentliche Entwicklung, sehr zahlreich sind die elastischen Fasern der hinteren Wand und in den zwischen den Ringen gelegenen Segmenten nach innen von den Drüsen, welche jetzt dicht und sehr verzweigt sind.

Lunge: Lenzi (98) hat die Entwicklung des elastischen Gewebes in der menschlichen Lunge untersucht und kommt zu folgenden Resultaten: Entsprechend den Beobachtungen Koellikers ist das Epithel in den Bläschen und Schläuchen der Lunge auf dem Wege der Entwicklung einfach kubisch im dritten Monat. In den grösseren Bronchien ist es auch in dieser Zeit geschichtet, mit Flimmern gegen Ende des dritten Monats. Gegen Ende des dritten Monats finden sich in den grösseren Bronchien Kerne von hyalinem Knorpel. Die ersten elastischen Fasern, welche in der Lunge erscheinen, sind die der Blutgefässe. Die elastischen Fasern erscheinen chronologisch, zuerst in den grösseren Bronchien, wo sie hauptsächlich eine Längsschicht in der Mukosa bilden, dann in den kleineren Bronchien, darauf auf dem Grunde der Lungenbläschen und in den Alveolensepten. In der Lunge eines Fötus von $9\frac{1}{2}$ cm. (ungefähr drei Monate alt) sind die elastischen Fasern ausser

in den Gefässen schon im Chorion derjenigen grossen Bronchien sichtbar, welche schon mit Knorpelkernen versehen sind. Nach dem Ende des dritten Monats (12 cm.) zeigt Orcein feinste Bündel elastischer Fasern auch in einigen kleineren Bronchien. Im vierten Monat (17 cm.) sind die elastischen Fasern überdies in vielen kleineren Bronchien zerstreut, auf dem Grunde der primitiven Lungenbläschen und in den noch immer ziemlich dicken Bindegewebssepten. Im siebenten Monate (dem ältesten von Lenzi untersuchten Stadium) sind die elastischen Fasern der Lunge dicker und zahlreicher als in den vorhergehenden Stadien, haben schon die Anordnung angenommen, welche sie hernach beim Fötus zu Ende und beim Erwachsenen zeigen, und bilden nunmehr gleichsam allein die Wände der Alveolensepten, der Art, dass die Lunge eine für ihre Funktion unerlässliche Struktureigentümlichkeit angenommen hat.

In einer weiteren Arbeit weist Lenzi (00) darauf hin, wie weit die von Linser (siehe diese Ergebnisse Bd. 9, pag. 193) erhaltenen Resultate mit Lenzis früher publizierten Ergebnissen übereinstimmen. Die Annahme Linsers, dass sich das wahre elastische Gewebe in der menschlichen Lunge erst nach der Geburt ausbilde, scheint Lenzi wenigstens ein wenig zu gewagt.

Bonheim (01) (wie ich dem Referat von Noesske in Schmidts Jahrbüchern entnehme) findet, dass die Entwicklung des elastischen Gewebes in der fötalen Lunge mit dem dritten Monate beginnt und mit der Geburt fast vollendet ist. Das elastische Gewebe tritt in der Lunge in folgender Reihenfolge auf: Gefässe, Knorpel und grosse Bronchen, mittelgrosse Bronchen, Pleura, kleine Bronchen und Alveolen. Als Vorstufen der elastischen Fasern sind scharf konturierte, nicht nach Weigert färbbare Bindegewebsfibrillen aufzufassen.

Lunge.

Eine übersichtlich geschriebene kurze und mit instruktiven Abbildungen ausgestattete Darstellung der feineren Anatomie der Lunge, besonders der menschlichen Lunge verdanken wir Laguesse (01). Laguesse gliedert seine „trois leçons sur la structure du poumon“ in 5 Abschnitte. Der erste Abschnitt befasst sich mit dem Gedanken der Einheit des Atmungsapparates. Hier versucht Laguesse die verschiedenen der Atmung dienenden Apparate besonders die Lungen der verschiedenen Wirbeltiere und des Menschen zu einander in Beziehung zu setzen. Ich habe mich mit der Einheit in der Lunge der Wirbeltiere im 10. Band dieser Ergebnisse pag. 356 ff eingehend befasst, füge

daher nur noch bei, dass Laguesse schliesslich, wie dies oft geschieht, die Analogie, welche zwischen Lunge und einer Drüse im Bau besteht, ventiliert, ein Gedanke, welchem auch Maziarski (01b) Raum giebt.

Im zweiten Abschnitt befasst sich Laguesse (01) mit der Entwicklung der Lunge und bringt dieselbe nach den bekannten Lehren von Koelliker, His, Stieda, Narath, D'Hardiviller, Laguesse und anderen zur Darstellung.

Dann folgt der Bau der Lunge. Hier wird zunächst der extralobuläre Bronchialbaum (Anordnung und Verzweigung, Bau der Bronchien) geschildert. Dann folgt das eigentliche Lungengewebe oder Lungenparenchym. Hier nimmt die Beschreibung des Lungenläppchens eine hervorragende Stelle ein, und es wird das bei Wiedergabe der Ergebnisse von Laguesse in diesen Ergebnissen (Bd. 8, pag. 206) erwähnte Schema des Lungenläppchens beim Menschen in Wort und Bild dargestellt. Auf die Topographie des Lungenläppchens folgt die Schilderung der Alveolargänge und Alveolen gleichfalls unter Beigabe von instruktiven Abbildungen nach dem von Laguesse angefertigten Wachsmo-
dell. Das Wort „Infundibulum“ wird, worin sich Laguesse an Henle, Stieda, Robin, Koelliker u. a. anschliesst, besser vermieden. Mit einer Schilderung der Blutgefässe, Lymphgefässe und Nerven schliesst die lehrreiche Zusammenstellung von Laguesse.

Auch Nicolas (98) giebt eine Darstellung des Lungenläppchens beim Menschen unter Berücksichtigung der Funde Millers (über letztere vergl. diese Ergebnisse Bd. 10, p. 357 ff).

Prenant (in Poirier [95], p. 13 ff.) bietet eine kurze Übersicht über die Entwicklung der menschlichen Lunge.

Sobotta (02) tritt für —, Laguesse (01) gegen das Vorhandensein von feinen Öffnungen der Alveolensepten ein, durch welche benachbarte Alveolen der Lunge untereinander kommunizieren. Über diese Alveolenporen siehe diese Ergebnisse Bd. 9. p. 189 f. und Bd. 10 p. 365.

Anthrakose der Lunge. Es besteht heute kein Zweifel darüber, dass einzelne schwarze Pigmente der menschlichen Lunge auf in die Luftwege bei der Atmung eingeführte Kohlentheilchen zurückzuführen sind, und es wird eine solche Lungenpigmentierung gewissermassen als physiologisch anerkannt. Diese Anschauung wird auch in neueren Arbeiten vertreten, welche sich mit pathologischen Pigmentierungen beschäftigen, und auf deren Inhalt hier näher einzugehen deshalb nicht meine Aufgabe ist, so z. B. in den Arbeiten von E. Neumann (00), M. B. Schmidt (00) und R. Virchow (Zusatz zur letzteren Arbeit).

Schaumberg (00) giebt nun eine Darstellung des Inhaltes der Litteratur über das Vorkommen von Kohlenpartikeln im Lungengewebe und hat selbst die darauf noch wenig untersuchte Kinderlunge untersucht. Es ergiebt sich folgendes Resultat an 20 Lungen von Kindern im Alter von 8 Wochen bis 4 Jahre 7 Monate.

Obwohl makroskopisch in keinem Falle mit Bestimmtheit eine Russpigmentierung nachzuweisen war, darf auf Grund vorliegender genauer Untersuchungen doch die Frage, ob Russeinlagerungen in Kinderlungen stattfinden, unbedingt bejaht werden. Schaumberg beschreibt die allmähliche Entwicklung der Anthrakosis in seinen verschiedenen Lungenpräparaten. Im Inneren der Alveolen werden die Kohlenstäubchen zunächst von den Epithelien und den Wanderzellen aufgenommen. Wanderzellen (Staubzellen) spielen beim Weitertransport eine Rolle, aber auch für sich allein mit dem Saftstrom gelangen diese feinsten Partikelchen in das Gewebe und von hier aus mit den Lymphbahnen in die peribronchiale und periarterielle Binde substanz und schliesslich in die Lymphdrüsen.

V.

Nerv und Muskel.

Von

M. Nussbaum, Bonn.

Litteratur:

1. Bardeen, Charles Russell and Lewis, Warren Harmon, Development of the limbs, body wall and back in man. The american journal of anatomy. Vol. I. pag. 1—35. 1901.
2. Bardeen, Ch., R., The development of the musculature of the body wall in the pig etc. Vol. IX of the Johns Hopkins Hospital Reports.
3. Barfurth, Dietrich, Ist die Regeneration vom Nervensystem abhängig? Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft zu Bonn. pag. 197—201. 1901.
4. Corning, H. K., Über die vergleichende Anatomie der Augenmuskulatur. Morphologisches Jahrbuch. Bd. 29, pag. 94. 1900.
5. Eisler, Paul, Über die Herkunft und Entstehungsursache des M. sternalis. Korrespondenzblatt der Deutschen anthropologischen Gesellschaft. Nr. 11 u. 12. 1900.
6. Derselbe, Der Musculus sternalis. Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie. Bd. 3, pag. 21—92. 1901.
7. Engert, Heinrich, Die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei Vögeln. Morphologisches Jahrbuch. Bd. 29, pag. 169—186. 1902 (erschienen im November 1900).
8. Frohse, Fritz, Über die Verzweigung der Nerven zu und in den menschlichen Muskeln. Anatom. Anzeiger. Bd. 14. pag. 321—343. 1898.
9. Herzog, H., Über die Entwicklung der Binnenmuskulatur des Auges. Zeitschrift für Augenheilkunde. Bd. VII. pag. 47.
10. Derselbe, Über die Entwicklung der Binnenmuskulatur des Auges. Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. 60. 1902.
11. Lewis, W. H., The development of the arm in man. The american journal of anatomy. Vol. I. pag. 145—183. 1902.
12. Schaper, Alfred, Experimentelle Studien an Amphibienlarven. Archiv für Entwicklungsmechanik. Bd. 6, pag. 151 - 197. 1898.

13. Szili, A., Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der hinteren Irisschichten, mit besonderer Berücksichtigung des M. sphincter iridis des Menschen. *Anatom. Anzeiger*. 20. Bd. pag. 161. 1901.
14. Derselbe, Beitrag zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklungsgeschichte der hinteren Irisschichten, mit besonderer Berücksichtigung des M. sphincter pupillae des Menschen. *Graefes Arch. für Ophthalmologie*. 53. Bd, pag. 459. 1902.

I.

Nerv und Muskel sind so innig miteinander verbunden, und der eine von dem anderen so abhängig, dass bei der wissenschaftlichen Behandlung der Einzelbeobachtungen vor allem die Frage sich aufdrängt, ob der von einem gewissen Zeitpunkte der Entwicklung sicher und leicht nachweisbare Zusammenhang von Anfang vorgebildet oder erst sekundär entstanden sei. Man diskutiert diese Frage zwar noch immer, aber es liegen so viele gute Beobachtungen über den Vorgang vor, dass es nicht mehr bezweifelt werden sollte, wenn man behauptet, die Vereinigung von Nerv und Muskel sei erst im Laufe der Entwicklung erfolgt. Dass die Stämme der Spinalnerven in die Gliedmassen-anlage hineinwachsen, spricht Koelliker ganz bestimmt aus (*Entwicklungsgeschichte*, 2. Aufl. 1897 pag. 489); eine prinzipielle Klärung des ganzen Vorganges wurde jedoch erst durch die Arbeiten His¹⁾ über die Entstehung von Nervenzellen und Nervenfortsätzen angebahnt. Diesem histogenetischen Prozesse hat in jüngster Zeit Harrison²⁾ eine eingehende Studie gewidmet und von Schritt zu Schritt zeigen können, dass die Nerven aus den Zellen des Centralnervensystems auswachsen und sich erst nachträglich mit den muskelbildenden Zellen verbinden.

Die motorischen Wurzeln der Spinalnerven entstehen beträchtlich früher als die dorsalen; sie treten rasch nacheinander, vom Kopf nach dem Schwanz zu fortschreitend, auf. Die motorischen Ganglienzellen liegen in der ventralen Hälfte des Medullarstranges; das Auswachsen der motorischen Fasern erfolgt bei Salmo sehr schnell; man kann aber trotzdem die einzelnen Etappen des Wachstums erkennen.

Jeder Rückenmarksnerv besteht anfangs in der Regel aus dem Fortsatze einer einzigen Zelle. Er drängt sich nicht direkt in das Myotom hinein, obgleich dasselbe in allernächster Nähe liegt, sondern wächst ventral zwischen Chorda dorsalis und Myotom weiter. Bald treten auch Fortsätze anderer motorischen Ganglienzellen hinzu, und von diesen Fasern wächst ein Teil direkt gegen die Muskelplatte, ein

¹⁾ Abhandlungen der math.-phys. Kl. d. k. sächs. Ges. d. Wissensch. Bd. 13. 1886.

²⁾ Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. 57. 1901.

anderer biegt dorsal um die Spiralganglienanlage und wird zum Ramus dorsalis.

Die Muskelanlagen werden somit erst sekundär mit den motorischen Nerven verbunden.

Man wird hier sich auch der Regenerationsvorgänge an durchschnittenen Nerven erinnern müssen, um die Vorstellung zu befestigen, dass für eine wirksame Verbindung des Nervensystems mit den Geweben und Zellen der animalen Gruppe kein präformierter Zusammenhang nötig ist. Durchschnitene Nerven¹⁾ bedürfen, wie das jetzt unzähligemal festgestellt wurde, wohl des Leitgewebes der alten Bahn; aber die Regeneration besteht nicht in der Verwachsung der durchschnittenen Enden, sondern in dem Auswachsen der centralen Stümpfe der zerschnittenen Achsencylinder. Wenn nun ein Finden unvereinigter Theile im erwachsenen Organismus möglich ist, so wird man dieselbe Kraft dem embryonalen Leibe nicht gut absprechen können. Freilich ist die Beobachtung beim Embryo schwieriger.

Grossen Nachdruck hat man seit den Entdeckungen Balfours und Dohrns, die die alten Angaben Remaks bestätigten und erweiterten, auf die Erledigung der Frage gelegt, ob das Muskelsystem des Körpers gleich dem Nervensystem aus einer einheitlichen Anlage abzuleiten sei. Wie mir scheint, ist das Endergebnis dieser reichen und mühseligen Arbeit noch nicht befriedigend, da die Angaben der Autoren nicht in allen Punkten übereinstimmende Resultate geliefert haben. Es handelt sich darum, ob alle quergestreifte Muskulatur von den Urwirbeln abstamme, und die glatte Muskulatur aus dem Mesenchym. Wie bald aber ein derartiger Schematismus beseitigt werden kann, zeigt die Entwicklung der Binnenmuskeln des Auges. Bei Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugetieren entstehen die Irismuskeln aus dem Epithel der Augenblase; bei den Fischen ist der Ursprung aus der Augenblase auch für den Accommodationsmuskel nachgewiesen. Nun haben aber die Vögel und Reptilien in der Iris quergestreifte Muskulatur, die übrigen Wirbeltiere dagegen glatte Muskelfasern. Es können daher sowohl glatte als quergestreifte Muskeln aus noch anderen Quellen als den Myotomen und dem Mesenchym abstammen, und der als prinzipiell bezeichnete Gegensatz zwischen glatter und quergestreifter Muskulatur ist nur ein künstlich geschaffener. Als man diesen Gegensatz behauptete, dachte man offenbar auch nicht daran, dass die Insekten quergestreifte

¹⁾ Man findet die bezügliche Litteratur bei Schede, Chirurgie der peripheren Nerven und des Rückenmarks, Handb. d. spez. Therapie von Penzoldt u. Stintzing, sowie bei A. Kühn, Arch. f. mikrosk. Anatomie u. Entwicklsgg. Bd. 57.

Darmmuskeln besitzen und die Wirbeltiere für gewöhnlich glatte, wenn auch der Kaumagen der Vögel quergestreifte Muskeln aufweist. Glatte und quergestreifte Muskeln sind nichts Grundverschiedenes; sie stellen nur verschiedene Grade der Entwicklung des kontraktile Gewebes dar. Mir scheint es auch verständlich zu sein, dass beide histologisch getrennten Gruppen auch noch an anderen Stellen als in den Myotomen entstehen können, weil die Kontraktilität als solche allen embryonalen Zellen zukommt und demgemäss eine solch fundamentale Eigenschaft der Zelle ist, dass ihre Ausbildung zu grösserer Leistung nicht auf bestimmte Zellgruppen beschränkt zu sein braucht. So hat sich auch nach Herzog für den Accommodationsmuskel der Säuger ein Ursprung aus den Zellen der Augenblase nicht nachweisen lassen, obschon die Fasern der Campanula, dem homologen Muskel der Knochenfische, nach meinen Untersuchungen beim Lachs aus den Zellen der Augenblase hervorgehen. Es wiederholt sich somit hier dasselbe, was seit Harrison's¹⁾ Arbeiten mit Sicherheit für die Ableitung der Flossenmuskeln bei den Knochenfischen nachgewiesen worden ist.

Nachdem Dohrn (Mitteilungen aus der zoologischen Station zu Neapel Bd. VI.) bei Selachiern gefunden hatte, dass die Muskeln der Flossen aus Knospen der in der Gegend der entstehenden Flossen gelegenen Myotome gebildet werden, suchte man mit Recht nach ähnlichen Ausgangspunkten für die Muskulatur der Extremitäten bei den im System höher stehenden Wirbeltierklassen.

Da ich Gelegenheit hatte, die Präparate meines Freundes R. G. Harrison genauer zu studieren, so kann ich seinen Ergebnissen nur zustimmen und lege auf seine Anschauungen aus eigener Überzeugung den grössten Wert.

Harrison hat die Entstehung der Teleostierflossen zum Gegenstand seiner Untersuchung gewählt und bei den unpaaren Flossen die meisten Muskeln auch in ihrer segmentalen Anordnung auf Muskelknospen zurückgeführt, sodass die vollständige Umwandlung einer bestimmten Muskelknospe in einen bestimmten Muskel des betreffenden Segmentes verfolgt werden konnte. Für andere Muskeln, auch dieser Flossen, konnte eine Entstehung aus Muskelknospen nicht nachgewiesen werden, sodass man sich der Annahme nicht erwehren kann, dass Mesenchymzellen am Aufbau namentlich der *Min. inclinatores* und *depressores* einen gewissen Anteil haben.

¹⁾ Harrison, R. G., Die Entwicklung der unpaaren und paarigen Flossen der Teleostier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46. 1895.

Ebenso verhält es sich mit der Segmentierung dieser Flossen. Während der Hauptteil der Flossen der ursprünglichen Segmentierung der zugehörigen Körperregion entspricht, entstehen die Segmente der vorderen Abschnitte der Flossen erst sekundär. Trotzdem kann beim erwachsenen Tier kein Unterschied im Bau der vorderen Flossenabschnitte und ihrer Hauptpartien nachgewiesen werden. Ich halte die Feststellung dieser Thatsache für ungemein wichtig, weil sie aufs deutlichste zeigt, dass das Studium der fertigen Form stets von den Untersuchungen der embryonalen Formen unterstützt werden muss, wenn nicht gelegentlich falsche Schlüsse mit scheinbar guten Gründen in unsere Vorstellungen bestimmend eingreifen sollen. Denn während die Hauptabschnitte der Flosse wirklichen Körpersegmenten entsprechen, trifft dies für die vorderen Teile der Flossen nicht zu.

Während bei *Salmo salar* die Knospen in der Rückenflosse schon am 63. Tage gesehen wurden, gelang es erst am 84. Tage die Nerven in die Flossenanlage hinein zu verfolgen.

In der Bauchflossenanlage der Teleostier sind immerhin noch Muskelknospen nachzuweisen, doch überwiegt hier schon das Mesenchymgewebe im Vergleich zu den unpaaren Flossen. In der Brustflosse schliesslich werden gar keine Muskelknospen gebildet, die irgendwie mit den Knospen der medianen und der Bauchflosse verglichen werden können. Wenn man nicht das Zugeständnis macht, dass möglicherweise einzelne Zellen der ventralen Myotomfortsätze dieser Gegend in die Flossenanlage einwandern, so muss man diese Flosse als eine durchaus reine Wucherung der Somatopleura auffassen. Die ventralen Fortsätze der Myotome dieser Gegend bilden den *M. coracohyoideus*.

Corning¹⁾ hat dieser Darstellung sich angeschlossen. Bei den Teleostiern ist somit die morphologische Sonderung der Anlage schon zum Teil wieder aufgegeben. Bis jetzt hat es mit Ausnahme der Reptilien — Mollier²⁾, van Bemmelen³⁾ — nicht gelingen wollen, bei höheren Wirbeltieren Knospen der Myotome, aus denen die Extremitätenmuskulatur sich ableitet, aufzufinden. Wohl geben die Urwirbel Zellen in die Extremitätenanlage ab; es lässt sich aber nicht feststellen, welche Gewebe im Laufe der Entwicklung daraus gebildet werden. Selbst für die Reptilien scheint die sichere Entscheidung schwierig zu sein, da die Behauptungen Molliers und van Bemmelen's nicht unwidersprochen geblieben sind. Corning⁴⁾ ist der Ansicht, dass bei *Lacerta*

¹⁾ Verhandl. d. anatom. Ges. 1895.

²⁾ Anatom. Hefte von Merkel u. Bonnet, Heft 16.

³⁾ Anatom. Anzeiger. Bd. 4.

⁴⁾ Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft zu Basel. 1895.

die Myotomfortsätze sich an der Bildung der Extremitätenmuskulatur nicht beteiligen. Wir werden später noch auf eine Arbeit Bardeens näher eingehen, worin mit aller Bestimmtheit behauptet wird, dass beim Schwein von den Myotomen aus keine einzige Zelle in die Anlage der Extremitäten eingehe.

Mehr Einigung ist bis jetzt über die Abstammung der Rumpfmuskulatur erzielt worden, von der allgemein angenommen wird und nachgewiesen ist, dass sie von den Myotomen aus entstehe; doch giebt es auch hier eine Reihe von abweichenden Entwicklungsvorgängen in den verschiedenen Wirbeltierklassen, was später noch besonders berücksichtigt werden soll.

Für den vergleichenden Anatomen muss es selbstverständlich von hervorragender Bedeutung sein, ob die Myotome, welche bei verschiedenen Tieren oder ganzen Tierklassen funktionell gleichwertige Muskeln liefern, stets dieselben sind. Das trifft für eine grosse Zahl von Fällen zu; in anderen Fällen dagegen sind die zur Bildung bestimmter Muskeln oder Muskelgruppen verwandten Myotome bei den verschiedenen Tieren keineswegs dieselben. Vorhin wurde schon auf den Unterschied in der Ableitung der Accommodationsmuskeln bei den Knochenfischen und den anderen Wirbeltieren hingewiesen. Wenn man diese Muskeln im morphologischen Sinne auch nicht identifizieren kann, so zeigt doch das Beispiel der Zwerchfellentstehung und -Innervation bei den Krokodilen im Gegensatz zu der aller übrigen lungenatmenden Wirbeltiere deutlich genug, dass homologe Muskeln nicht immer derselben Abstammung sind.

Während nämlich bei allen mit Zwerchfell oder den ersten Anfängen eines Zwerchfelles ausgestatteten Tieren dieser Muskel aus dem Plexus brachialis innerviert wird, erhält beim Gavial und Alligator das Zwerchfell seine Nerven vom 22. und 23. Rückenmarksnerven (M. Nussbaum, Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 47, pag. 442).

In derselben Weise hat Braus an den Nerven der Selachierflossen ihre wechselnde Abstammung von weit voneinander entfernten Myotomen nachgewiesen und die Ergebnisse seiner Untersuchung in einer Tabelle zusammengestellt, die er seiner Abhandlung (Jenaische Zeitschrift N. F. 24) auf Tafel 17 beigegeben hat.

Dadurch hat Braus einen ungemein wertvollen Beitrag zur Beurteilung der Frage nach der Homologie der Muskeln bei verschiedenen Tieren geliefert. Die Anatomie der Selachier zeigt deutlich, dass dieselben Muskeln von verschiedenen Myotomen geliefert werden können, indem die Muskulatur der Extremitäten bald diesen bald anderen Myotomen entstammen. Eine Homologie der Myotome oder der Urwirbel

besteht also für verschiedene Species nicht, und sie braucht auch nicht für die Individuen derselben Art zu bestehen, wie dies durch die Variationen in den Plexus der Gliedmassen erläutert wird¹⁾.

An dieser Stelle wäre auch der Hypothesen Gegenbaurs, Balfours, Dohrns u. a. über den Ursprung der Extremitäten zu gedenken, welche mehr, als dies gewöhnlich zu geschehen pflegt, die Morphologie durch die von ihr veranlasste grosse Zahl von Detailforschungen gefördert haben. Das wichtigste an ihnen scheint mir die durch Gegenbaur, seine Schüler und seine Gegner geförderte Erkenntnis, dass die Extremitäten der Wirbeltiere untereinander homolog seien, aber an verschiedenen Stellen des Rumpfes auftreten können. Hierher gehört nicht die sekundäre Wanderung der Extremitäten vieler Wirbeltiere, deren Verlagerung im Laufe der Entwicklung oder an dem peripheren Zuge der Nerven nachzuweisen ist. Meiner Meinung nach hat jedes Körpersegment die Fähigkeit, ungegliederte und gegliederte Anhänge zu liefern; das Problem der Vergleichung müsste darin gesucht werden, weshalb in dem einen Fall Kiemenbogen mit ihren Abkömmlingen, die zum Teil als Gehörknochen bis ins Mittelohr verschleppt werden, sich bilden und in anderen Fällen an verschiedenen Stellen nach und nach verwachsende oder gar von vornherein einheitlich auftretende Zellgruppen zu Gliedmassen sich umbilden. Bei den Crustaceen sind die Kiefer nicht die ersten Körperanhänge; sie werden erst aus wirklichen Schwimmbeinen umgebildet²⁾, und an anderen Körperringen entstehen neue Extremitäten. Es kommt also nicht darauf an, die Extremitäten der Wirbeltiere auf die Kiemenbogen zurückzuführen. Man wird auch nicht die Gehörknöchelchen mit ihren solitären Muskeln, wodurch jede antagonistische Wirkung wegfällt, wie sie für die Extremitäten charakteristisch ist, mit den Körpergliedmassen vergleichen wollen. Trotzdem weiss man, dass die Gehörknöchelchen von den Kiemenbogen abstammen.

Andererseits dürfen die dorsalen Fischflossen nicht ohne weiteres vom Vergleich ausgeschlossen werden, wenn sie auch bei den höheren Wirbeltieren nicht wieder vorkommen, und nur die der Lage nach bevorzugte Brust- und Beckenflosse dort, zur vorderen und hinteren Extremität umgewandelt, wieder erscheint. Der Wirbeltierkörper besitzt also gleich dem Leibe der gegliederten Wirbellosen die Fähigkeit an jedem Körpersegment gegliederte oder ungegliederte ventrale und dorsale Anhänge zu bilden, die bald als Kiemenbogen und ihre Abkömmlinge

¹⁾ Vergl. hierzu Gaupps Bearbeitung der Anatomie des Frosches.

²⁾ Vergl. die Litteratur bei M. Nussbaum: *Anatom. Studien an kalifornischen Cirripeden.* pag. 30.

auftreten, bald an variablen Stellen des Leibes als vereinigte Massen zu Extremitäten umgebildet werden. Die vorausgehende Besprechung könnte vielleicht als ein Übergreifen auf ein weit abseits liegendes Gebiet betrachtet werden; da aber gerade das Verhalten von Nerv und Muskel bei der angestrebten Lösung der Gliedmassenfrage eine wichtige Rolle spielt, so konnte dieser Punkt nicht mit Stillschweigen übergangen werden. Dabei ist es für unsere Zwecke gleichgültig, welche Grundform für die Extremitäten konstruiert wird; wir mischen uns somit in den Streit der Autoren nicht ein, der wohl nicht so bald geschlichtet sein wird.

Wenn nun in der That gleiche Muskelgruppen mit den zugehörigen Nerven an verschiedenen Stellen des gegliederten embryonalen Leibes ausgebildet werden können, so wird man weiterhin zu prüfen haben, ob denn in allen Fällen bestimmte Abschnitte des centralen Nervensystems mit den zugehörigen Myotomen in Verbindung treten oder, wo die Ableitung der Muskulatur aus Myotomen nicht gelingt, stets mit gleichen Muskelgruppen in Verbindung treten.

Hierfür hat in neuerer Zeit Mall¹⁾ einen präzisen Ausdruck geschaffen, indem er sagt: „Sobald die Rückenmarksnerven erscheinen, wird jeder unmittelbar mit dem entsprechenden Myotom verbunden und alle Muskeln, die aus einem Myotom entstehen, werden stets von Zweigen des Nerven versorgt, der ursprünglich zu diesem Myotom gehörte.“

Gewiss trifft dieser Satz für viele Fälle zu; es wird aber nicht möglich sein, ihn an allen Stellen anzuwenden, wo es sich um das Studium der Innervationsverhältnisse handelt. Nur wenige Muskeln, wie die Augenmuskeln, werden von einem einzigen Nerven versorgt; aber schon bei den Augenmuskeln kann man für das Abducensgebiet der niederen Wirbeltiere mit Gewissheit mehrere centrale Kerne²⁾ nachweisen, während die Ableitung des von dem Nerven versorgten M. rectus lateralis aus einem bestimmten Myotom oder aus mehreren zweifelhaft bleibt.

Die Muskelknospen der Selachierflosse werden segmental angelegt; sie verschmelzen aber bald nach ihrem Entstehen an der Basis, wie Mollier und Braus nachgewiesen haben. Es wird somit unmöglich zu sagen, welcher Teil des einen Myotoms und welcher eines benachbarten von einem bestimmten Nerven innerviert wird.

¹⁾ Fr. P. Mall, *Journal of Morphology*. Vol. 14. Nr. 2. 1898.

²⁾ Siehe M. Nussbaum, *Entwicklung des menschlichen Auges*; Graefes-Semisch Handbuch.

Alle Bauchmuskeln werden, selbst wo man, wie bei dem *M. rectus abdominis* an den *Inscriptiones tendineae*, eine Segmentierung erkennen kann, von mehr als einem Nerven in den Abkömmlingen eines einzigen Myotoms versorgt. Noch schwieriger wird es, dieser zum Teil in das Bewusstsein der Autoren tief eingedrungenen Vorstellung von der strengen Segmentierung gerecht zu werden, wenn es sich um die Beurteilung der Verhältnisse an den Extremitäten der höheren Wirbeltiere handelt. Da wird man, wenn man der Theorie zuliebe nicht in willkürliche Konstruktionen verfallen will, sagen müssen, dass segmentale Nerven plexusbildend zu Muskelgruppen hinziehen, deren Anlage niemals segmental aufgetreten war. Und wenn schliesslich die Irismuskulatur aus der Augenblase sich aufbaut und vom Oculomotorius und Halssympathicus aus innerviert wird, so wird die Anwendbarkeit der Regel von unverrückbarer Zusammengehörigkeit segmentaler Abschnitte des centralen Nervensystems mit entsprechenden Urwirbeln absolut unsicher.

An diese Betrachtung schliesst sich die Besprechung der Frage nach der Bedeutung der Segmentierung von Muskeln an. Für gewöhnlich hält man die in die Zugrichtung eines Muskels eingesprengten Bindegewebssepten für den Ausdruck einer segmentalen Anordnung der Muskelanlage. Auch diese Regel trifft bald zu, bald versagt sie. Gehen wir von einem Muskel aus, der für den Typus segmentalen Baues stets angeführt wird, so hat Harrison¹⁾ für den *M. rectus abdominis* der Knochenfische gezeigt, dass die Segmentierung beim Erwachsenen auf ganz andere Weise zustande kommen kann, als durch Erhaltung embryonaler Metamerie. Der *M. rectus abdominis* der Knochenfische ist segmentiert; aber nur die vorderen Segmente des Muskels entsprechen Körpersegmenten; die Segmentierung des Beckenteiles des *M. rectus abdominis* entwickelt sich unabhängig von der Anordnung der entsprechenden Segmente des Rumpfes. Wollte man in jeder Einsprengung sehniger Bestandteile eines Muskels eine segmentale Anordnung erkennen, so wären alle fiederspaltigen Muskeln segmentiert. Dass diese Annahme jedoch nicht zutrifft, wird am leichtesten an den Innervationsverhältnissen des *M. gracilis* der Amphibien erkannt. Der Muskel besteht aus zwei hintereinander gelagerten Hauptportionen. Der Kühnische, ursprünglich am Sartorius des Frosches angestellter Zipfelversuch gelingt aber auch am *M. gracilis*. Die Ursache dafür liegt in dem von Mays entdeckten und von mir bestätigten Verhalten der motorischen

¹⁾ Johns Hopkins University Circulars, May 1894.

Nerven in diesem Muskel. Wie schon Reichert und Koelliker am Brusthautmuskel des Frosches nachgewiesen haben, teilen sich die Nervenfasern in der Muskelsubstanz, sodass unter Umständen eine Nervenfasern viele Muskelfasern mit motorischen Endigungen versieht. Im Brusthautmuskel des Frosches sind nur sieben motorische Stammfasern vorhanden, und in dem elektrischen Organ des *Malapterurus electricus* gar nur eine einzige. Es finden nun für gewöhnlich erst in den Muskeln Teilungen der Nervenfasern statt; nach der Teilung der Fasern Austausch der Teilungsäste, sodass eine einzige Faser zwar einen Hauptverbreitungsbezirk im Muskel besitzt, durch den Austausch aber oder durch die Plexusbildung auch zur Innervation benachbarter Bezirke im Muskel beiträgt. Die Erregung einer Stammfaser bringt, wie der Kühn'sche Versuch lehrt, alle von ihr versorgten Muskelfasern gleichzeitig zur Kontraktion. Beim *M. gracilis* des Frosches teilen sich die Stammfasern schon in der extramuskulären Nervenstrecke. Der Kühn'sche Versuch verläuft daher beim *M. gracilis* des Frosches in folgender Weise. Durchschneidet man nach der Gabelung des Nerven den zur proximalen Portion ziehenden Nervenast, so zuckt auch die distale Portion des Muskels mit und ebenso zuckt die proximale Portion, wenn am unverletzten Muskelnervenpräparat bloss der Ast für die distale Portion durchschnitten wird. Es findet absolut kein Faseraustausch von Nerven durch die *Inscriptio tendinea* statt. Die Erklärung für das Verhalten der beiden Abteilungen liegt darin, dass schon im Nervenstamm Teilungen der Nervenstammfasern vorkommen, von denen ein Teil zur proximalen und der Rest der geteilten Nervenfasern zur distalen Portion des Muskels hinzieht. Durchschneidet man somit den Ast einer Portion, so werden durch den Schnitt gleichzeitig die Nervenfasern der anderen Abteilung des Muskels gereizt, die mit den durchschnittenen Nerven durch Teilung aus derselben Stammfaser hervorgehen. Wäre die *Inscriptio tendinea* im *M. gracilis* des Frosches der Ausdruck einer segmentalen Anordnung des Muskels, und versorgte weiterhin jeder segmentale Nerv nur die Abkömmlinge des zugehörigen Myotoms, so würde ein solcher Versuch nicht möglich sein.

Geht man von der Anordnung der motorischen Nerven in den Muskeln aus und verfolgt die Nerven bis zum Rückenmark oder zur Basis des Gehirnes, so findet sich für die Mehrzahl der Muskeln die Plexusbildung, die bei den meisten im Muskel selbst gelegen ist und beim *M. gracilis* des Frosches schon im Stamm des Muskelnerven sich findet, weiter aufwärts noch einmal wiederholt. Die meisten Muskeln werden von mehreren Rückenmarksnerven, die durch Faseraustausch

Plexus bilden, innerviert. Die motorischen Centren der Muskeln liegen somit, wenn auch nahe bei einander, doch getrennt im Rückenmark; die Mehrzahl der Muskeln bezieht Nervenfasern aus Ganglienzellen, die in verschiedenen Querschnitten des Rückenmarkes gelegen sind.

Andere Muskelgruppen werden von einem einzigen Nerven versorgt, und man hat im centralen Oculomotoriusgebiet sogar bestimmte Ganglienzellengruppen für jeden der fünf vom Oculomotorius innervierten Muskeln nachgewiesen. Die Innervation der Muskeln geht somit nicht nach einem einheitlichen Schema vor sich; bei den Stamm- und Extremitätenmuskeln überwiegt die mehrfache, kombinierte Innervation; bei den Kopfmuskeln die streng lokalisierte, einfache Nervenversorgung.

Bekannt sind die sensiblen Nerven der Muskeln, der Sehnen und Gelenke. Für gewöhnlich ziehen die sensiblen Nerven in der Bahn der motorischen Stämme; doch kommt es gerade bei den Augenmuskeln vor; dass die vom N. trigeminus stammenden sensiblen Fasern getrennt zu den Muskeln hinziehen. Von einer metameren Versorgung der Muskeln durch sensible Nerven kann kaum die Rede sein, wie auch der Eintritt von sensiblen Zweigen der Interkostalnerven in das Zwerchfell beweist. Hierher gehört auch die Reduktion sensibler Rückenmarkswurzeln im Hypoglossusgebiet, auf die zuerst Froriep¹⁾ bei Amnioten hingewiesen und die Harrison²⁾ am Lachs bestätigt hat. Beim erwachsenen Lachs hat der zum zweiten Myotom des Embryo gehörige Nerv seine sensible Wurzel und das Spinalganglion verloren, obwohl beides im Embryo angelegt gewesen war. Daher können die von dem sog. Hypoglossus der Teleostier innervierten Muskeln nicht von allen zur motorischen Sphäre gehörigen sensiblen Nerven, also nicht segmental versorgt werden.

Nachdem die erste Verbindung der Nerven mit den Muskelanlagen stattgefunden hat, wird die endgültige Gestaltung des fertigen Muskelapparates und seiner Nerven durch eine Reihe einfacher Vorgänge erzeugt, die aber genügen, das Bild ungemein reich zu variieren. Es wirken Teilung und Verschmelzung, Wanderung von Anlagen, sowie Abspaltung neuer Muskeln von fertigen und Wanderung ausgebildeter Muskeln hierbei mit.

Beispiele für die genannten während der Entwicklung wirksamen Faktoren sind in hinreichender Menge bekannt; es genüge einige derselben anzuführen.

1) Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt. 1882.

2) Arch. f. mikroskop. Anatomie. Bd. 46. 1895.

Teilung von Anlagen finden sich bei den Augenmuskeln, Verschmelzung derselben beim *M. biceps femoris* und *M. brachialis internus* des Oberarmes, sowie bei den Knospen der Selachierflossen. Anlagen werden verschleppt beim *M. obliquus superior oculi*; von einem fertigen Muskel wird abgespalten der *M. levator palpebrae superioris*, und grosse Wanderung eines fertigen Muskels findet beim *M. latissimus dorsi* statt.

Bei der Beurteilung der Mechanik dieser Prozesse wirkt ungemein vereinfachend die Unterscheidung zweier Abschnitte am Nerven, der extramuskulären und der intramuskulären Strecke. Die Definition hierfür ist leicht gegeben. Extramuskulär ist der Nerv bis zur Auflösung in die motorischen und sensiblen Endverzweigungen des Muskels; diese setzen dann die intramuskuläre Strecke zusammen, gleichgültig ob die Zweige, wie das am häufigsten vorkommt ganz in der Muskelsubstanz liegen, oder, wie es sich an anderen Stellen zeigt, zum Teil noch auf einer oder mehreren Flächen des Muskels. Es giebt eine ganze Reihe von Muskeln, bei denen das Nervenbild so variiert, dass oft die gröberen Nerven Zweige, also ein Teil der intramuskulären Strecke dem Muskel aufliegen und in anderen Individuen vom Muskel auch diese gröberen Zweige umschlossen werden. Typisch für diese Variation ist mir der *M. obliquus inferior oculi* erschienen. Die extramuskuläre Strecke giebt nun den Weg an, den der Nerv zurückgelegt hat, um zu der Muskelanlage zu gelangen oder den Weg, den Nerv und Muskelanlage durchmessen haben, ehe die Umbildung zum fertigen Muskel erfolgte.

So hat das Zwerchfell, der *M. obliquus oculi inferior*, der *M. obliquus oculi superior* der niederen Wirbeltiere eine lange extramuskuläre Strecke, weil Nerv und Muskelanlage sich miteinander weit verschoben haben. Die Extremitätennerven werden um so länger, je grösser die Wanderung ist, welche die Extremität als Ganzes ausführt. Die Erzielung einer langen extramuskulären Nervenstrecke wird in diesen beiden auseinander zuhaltenden Fällen verschiedenen Faktoren verdankt. Im ersten Falle wanderten Nerv und Muskelanlage gleichzeitig; im zweiten Falle dagegen musste der Nerv erst einen weiten Weg zu den Muskelanlagen zurücklegen; dann wurde noch die Extremität als Ganzes verschoben.

Soweit mir bekannt geworden, hat E. von Baer¹⁾ zum ersten Male die Wanderung eines Muskels beobachtet und durch die Art, wie er seine Funde zu durchdenken pflegte, auf den Weg hingewiesen, der sich später so fruchtbar erwiesen hat. Ihm war es „verständlicher“ geworden, dass der Nerv des Zwerchfelles aus Halsnerven gebildet wird,

¹⁾ Entwicklungsgeschichte. 2. T. 1837. pag. 226.

nachdem er an jungen, einen halben Zoll langen Schweinsembryonen entdeckt hatte, dass die muskulöse Scheidewand zwischen Brust- und Bauchhöhle sich dorsal an den ersten Brustwirbel scheinbar festheftete, und dass hinter den Primordialnieren nichts von Muskulatur des Zwerchfelles gefunden werde. „Auf diese Weise läge das Zwerchfell ursprünglich in derjenigen Gegend, welche, den Wirbeln nach, Hals genannt werden muss, oder wenigstens auf der Grenze zwischen Hals und Rumpf.“

Für eine andere Gruppe von Muskeln hat Goette zuerst entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen, dass sie hauptsächlich nach einer Richtung hin sich ausdehnen. Dadurch wurde es möglich festzustellen, von welcher Gegend her ein Muskel in ein begrenztes Gebiet eingewandert sei. Hierher gehören die Untersuchungen Ruges über die Gesichtsmuskulatur. Es gelang mir sodann zu zeigen, dass am erwachsenen Tiere die Nervenverteilung im Muskel einen Rückschluss auf sein Wachstum erlaube. Damit war ein Schritt weiter gethan auf dem Wege, den von Baer zuerst betreten hatte, und wohin ihm Gegenbaur und seine Schüler weiter gefolgt waren. Besonders betont wurde von mir, dass die Eintrittsstellen der Nerven, wie Schwalbe schon hervorgehoben hatte, relativ konstant seien und dass die Variation der Muskeln wesentlich darin beruhe, auf welche Weise sie von dem Beginne der intramuskulären Nervenverzweigungen aus ihre Insertionsstellen erreichen; wie sie von der kleinen embryonalen Anlage nach den beiden, in der beschreibenden Anatomie „Ursprung und Ansatz“ genannten Punkten, Leisten oder Ebenen auswachsen. Das intramuskuläre Nervenbild ist ein Hilfsmittel die Art des Wachstums eines bestimmten Muskels zu erkennen.

Wären wir imstande jede einzelne Form in der ganzen Folge ihrer Entstehung zu beobachten, so bedürfte es kaum des Suchens nach Merkmalen und Zeichen, an dem Material einzelner, leichter zugänglichen Theilstrecken der Entwicklungsreihe bis zu einem gewissen Grade zuverlässige Schlüsse über die Art der Entstehung zu gewinnen. Wie die Systematik der Tiere und Pflanzen sich bemüht, solche Zeichen zu verwerten, die die dauerhaftesten Teile der Organismen darbieten, so will auch die Untersuchung des Nervenverlaufs in den Muskeln ausgebildeter Tiere ein Hilfsmittel darbieten, das über die Zusammengehörigkeit und die Art der Entstehung gewisser Muskelgruppen einiges Licht verbreitet und gestattet, die Formen der verschiedenen Tiere miteinander zu vergleichen. Selbstverständlich kann die Aussicht, mit Erfolg die Methode anzuwenden, nur dann vorhanden sein, wenn die nötigen entwicklungsgeschichtlichen Daten und die Ergebnisse der

Untersuchung des Nervenverlaufs an fertigen Formen für eine grössere Zahl von Objekten vorliegen und untereinander in Beziehung gesetzt werden können. Dies war der Fall, als ich die Möglichkeit auffand, aus der Gestalt der intramuskulären Nervenstrecke auf das Wachstum eines Muskels zu schliessen.

Versuchen wir die Anwendbarkeit der Methode an einigen Beispielen zu zeigen.

Der *M. latissimus dorsi* erhält seinen Nerven in der Nähe der Scapula, der *M. sternocleidomastoideus* dicht am Kopf; in beiden Muskeln ist die intramuskuläre Nervenverzweigung kaudal gerichtet und sie geht nur von dem kranial eintretenden Nerven aus. Man könnte somit aus der intramuskulären Nervenverzweigung den Schluss ziehen, dass der *M. sternocleidomastoideus* auf die Scapula zu und der *M. latissimus dorsi* von der Scapula weg seine Wachstumsrichtung genommen hat, wenn auch die entwicklungsgeschichtlichen Daten für den einzelnen Fall nicht vorlägen. Das Ende der Nervenausbreitung bezeichnet die jüngste Partie eines Muskels. Das Muskelwachstum geschieht in der Richtung der intramuskulären Nervenverzweigung.

Wenn beim Zwerchfell der lange *N. phrenicus* darauf hinweist, dass eine Wanderung der Muskelanlage stattgefunden hat, so deutet die Verzweigung des Nerven im Muskel an, dass diese Anlage gegen Sternum, Rippen und Wirbelsäule hin ausgewachsen sei.

Nach den Untersuchungen Maurers ist bei den Anuren ein primärer Bauchmuskel vorhanden, der als Auswuchs der ventralen Myotomkanten entsteht und sich in den Rectus und obliquus internus differenziert. Um die weitere Entwicklung und Ableitung der bleibenden Bauchmuskulatur verfolgen und deuten zu können, hat Maurer mit grossem Geschick die Lage der einzelnen Muskelsysteme zu einer Pigmentschicht verwertet und durch diesen glücklichen Griff die Entwicklungsgeschichte der Bauchmuskulatur bei den Anuren wesentlich gefördert. Der primäre Bauchmuskel, der bei anderen Wirbeltieren stets ein *M. obliquus abdominis internus* ist, liegt bei Anuren in einer Pigmentschicht eingeschlossen; er erleidet nach kurzem Bestehen eine Rückbildung und an seiner Stelle entstehen zwei neue Muskeln, die Maurer als *M. obliquus abdominis externus* und *M. transversus abdominis* deutet, da die Muskeln nicht mehr an der Stelle des primären Bauchmuskels liegen und von der Pigmentschicht eingeschlossen sind, sondern zu beiden Seiten derselben neu auftreten, der *M. obliquus abd. externus cutan* und der *M. transversus abd. peritonealwärts*. Maurer gibt an, dass beide Muskeln zu gleicher Zeit erschienen; es gelang mir

jedoch zu zeigen, dass der *M. transversus* früher vorhanden ist, als der *M. obliquus externus*. Es lässt sich nun nicht leugnen, dass die Deutung der beiden bei den erwachsenen Anuren vorhandenen Bauchmuskeln sich aus dem Verfolgen der Entwicklung des Objektes selbst nicht einwandfrei ergibt. Vor allem müsste mit grösserer Sicherheit, wie ich dies auch schon früher betonte, nachgewiesen sein, aus welchem Material sich die bleibenden Bauchmuskeln der Anuren aufbauen.

Hier müssen vorläufig die Ergebnisse zweier Methoden, die beide zu demselben Resultat führen, aushelfen. So hat Maurer zur Stütze seiner Ansicht die Entwicklung der Bauchmuskulatur bei Urodelen und den Amnioten zum Vergleich herangezogen und hieraus eine grosse Wahrscheinlichkeit für die Richtigkeit seiner Deutung gewonnen.

Ich selbst suchte die von Maurer gegebene Darstellung der Wertigkeit der Bauchmuskeln der erwachsenen Anuren durch das Studium der intramuskulären Nervenverzweigung und ihrer Topographie bei den Larven weiter zu stützen. Denn bei den erwachsenen Anuren, den Landfrosch als Paradigma gewählt, treten die Nerven der gesamten Bauchmuskeln, nachdem sie eine Strecke weit frei unter dem Peritoneum verlaufen sind, zwischen die beiden seitlichen Bauchmuskeln ein, verzweigen sich von hier aus in den Muskeln und verlassen das Spatium zwischen denselben, sobald es am lateralen Rande des *M. rectus abdominis* anlangt. Die Hauptzweige der Nerven des geraden Bauchmuskels liegen wieder auf der peritonealen Seite und dringen von hier aus in den Muskel ein. Daraus konnte der Schluss abgeleitet werden: Von dem primären Bauchmuskel ist nur der *M. rectus abdominis* übrig geblieben; zu den Seiten des Bauches ist der primäre Bauchmuskel peritonealwärts von einem neuen Muskel bedeckt worden. Mehr aus diesem Befund zu schliessen, ist nicht erlaubt, sodass es vorab zweifelhaft bleiben müsste, ob der äussere seitliche Bauchmuskel der Anuren dem *Obliquus abdominis internus* oder dem *Obliquus abdominis externus* entspreche. Hier muss die Entwicklungsgeschichte entscheidend eintreten, und sowohl die von Maurer abgebildeten Schnittpräparate als die von mir gegebenen Flächenbilder beweisen, dass der primäre Bauchmuskel der Anuren zu Grunde geht. Demgemäss ist der äussere Bauchmuskel der Anuren ein echter *M. obliquus abdominis externus*. Will man das an meinen Präparaten kontrollieren, so zeigt Fig. 4, Tfl. 21 im 47. Bd. des Arch. f. mikroskopische Anatomie, dass bei der Larve von *Rana fusca*, deren Vorderbeine zum Durchbruch fertig unter der Haut liegen, ein Stadium der Entwicklung sich findet, wo der anfangs peritoneal zum primären Bauchmuskel gelegene Nerv nur in der Gegend

des *M. rectus abdominis* diese Lage beibehalten hat und in der Region der seitlichen Bauchmuskulatur schon cutan von dem hier vorhandenen einfachen Muskel gelegen ist. Dieser Muskel kann also der primäre Bauchmuskel nicht sein; er muss den neugebildeten *M. transversus abdominis* vorstellen. Da aber in der seitlichen Region des Bauches in der That nur ein Muskel sich zeigt und ein zweiter eben sich anlegt, so muss der primäre Bauchmuskel in der seitlichen Partie zu Grunde gegangen sei und der neu auftretende seitliche Bauchmuskel den *M. obliquus abdominis externus* darstellen. — So sind beide Methoden einander helfend zu einer sicheren Deutung herangezogen worden. Die Tragweite dieser Vereinigung verschiedener Methoden erweitert sich noch bedeutend, wenn man sieht, wie aus dem Nervenverlauf zwischen den Bauchmuskeln und aus der direkten Beobachtung ihrer Entwicklung sich übereinstimmende Resultate ergeben. In beiden Fällen lässt sich feststellen, dass die Bauchmuskeln nicht allein ventral- sondern auch dorsalwärts sich ausgebreitet haben. Die Entwicklungsgeschichte zeigt dann, wie die erste Anlage aus den Verlängerungen der Myotome sich vom Mutterboden löst, ventral vorrückt und dann sekundär wieder nach dem Rücken zu auswächst.

Bei den Urodelen gibt es an einigen Stellen der Bauchwand eine vierschichtige Muskulatur. Maurer wies nach, dass der *M. obliquus externus profundus* sowie der *M. obliquus internus* zusammen den primären Bauchmuskel darstellen. Diese beiden Muskeln trennen sich erst später; sie werden gemeinschaftlich in den ventralen Myotomfortsätzen angelegt. Die medialen Partien dieser Anlage stellen den *M. rectus abdominis* dar, der bei *Siredon* so wenig von den seitlichen Bauchmuskeln abgesetzt ist, dass man den Zusammenhang der ganzen Muskel lamelle nicht verkennen und kaum von einem besonderen *M. rectus abdominis* reden kann. Der gerade Bauchmuskel ist bei *Siredon* nur das mediale, in der Querrichtung gegen die seitlichen Bauchmuskeln nicht unterbrochene Ende der mittleren Faserlagen, deren gekreuzte Richtung allmählich in die senkrechte des *M. rectus* übergeht. Die beiden *M. obliqui* gehen ohne Trennung in den *M. rectus* über.

Der *M. obliquus abdominis externus superficialis* und der *M. transversus abdominis* der Urodelen entstehen sekundär nach Maurer durch Delamination vom *M. obliquus abdominis externus profundus* und *M. obliquus abdominis internus*. Maurer stellt auch die Entstehung der beiden *M. rectus abdominis*, des *superficialis* und *profundus* so dar, dass sie zum primären Bauchmuskel gehören. Den entwickelungsgeschichtlichen Erhebungen entsprechen die Verlaufsweisen der Nerven.

Die betreffenden Nervenstämme liegen ventral zum *M. obliquus abdominis internus*, also zwischen *M. transversus* und *obliquus internus*, aber direkt auf der peritonealen Seite des *M. rectus profundus*. Somit kann der *M. rectus* nicht in das System des *M. transversus abdominis* gehören, sondern muss dem primären Bauchmuskel, dem *M. obliquus internus*, zugewiesen werden.

Der Nervenverteilung gemäss musste man sich vorstellen, dass nicht allein die Kaumuskeln ihrer Entstehung nach zusammengehören, sondern dass auch der *M. masseter*, nachdem er auf die vordere Fläche des Unterkiefers gewandert sei, sich erst sekundär an den Jochbogen befestigt habe. Karl Reuter¹⁾ hat beim Schwein die Entwicklung der Kaumuskeln studiert; seine Modelle beweisen die Richtigkeit der aus dem Nervenverlauf abzuleitenden Vorstellung vom Wachstum dieser Muskeln. Der *N. massetericus* durchzieht den Raum zwischen Gelenk- und Kronenfortsatz des Unterkiefers, weil der Muskel von der gemeinsamen Anlage der Kaumuskeln, die erst hinter dem Unterkiefer lag, sich ablöst, auf die vordere Fläche des Unterkiefers wandert und dann seine bleibenden Ansatzstellen aufsucht.

Schon in meinen anatomischen Studien an kalifornischen Cirripeden, bei denen ich durch die median gekreuzten *M. abductores* der Beine (pag. 33) zum weiteren Eingehen auf das Verhältnis von Nerv und Muskel angeregt wurde, hatte ich darauf aufmerksam gemacht, dass *M. latissimus dorsi* und *serratus anticus major* von der Halsregion aus nach abwärts gewachsen sind. Dort ist auch auf die Wanderung der *M. interossei* hingewiesen, wodurch es erst verständlich wird, dass die dorsal gelegenen nicht vom *N. radialis*, sondern vom *N. ulnaris* innerviert werden. Als weitere Beispiele für das Bestehen von Wanderungen beim Muskelwachstum waren dort noch abnorme Insertionen des *M. omohyoideus* und *Pronator teres*, sowie des *M. gastrocnemius* angeführt worden.

Von den Muskeln der hinteren Extremität der Anuren behauptet Kaestner²⁾ mit aller Bestimmtheit, dass sie samt und sonders von den in der ersten knopfförmigen Anlage der freien Gliedmassen enthaltenen Zellen abstammen. Es bleibt auch bei ihm unentschieden, ob diese Anlage der Muskulatur wie bei niederen Wirbeltieren auf Muskelknospen zurückgeführt werden könne.

Geht man die Geschichte der Entstehung bei den einzelnen Beckenmuskeln durch, so wächst, wie Kaestner fand, der *M. coc-*

¹⁾ Anatomische Hefte, Abt. 1. Bd. 7. pag. 24.

²⁾ Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt. 1893.

cygeoiliacus aus der Stammmuskulatur hervor, alle anderen Beckenmuskeln wachsen dagegen von der freien Extremität gegen das Becken vor. Für den *M. pyriformis* wird der Beweis durch zwei Figuren erbracht, von denen die eine die Verhältnisse bei einer Quappe des Landfrosches von 35 mm, die andere das Wachstum des Muskels in der angegebenen Richtung bei einer Quappe des Landfrosches von 500 mm wiedergibt.

Mir gelang es sodann zu zeigen, dass dem Wachstum dieser Muskeln ihre Nervenverzweigung entspricht. Beim *M. glutaeus* des Frosches, der ebenfalls von der Extremität aus gegen das Becken hin wächst, macht der Nerv sogar einen oralwärts offenen Bogen, so dass der Nerv nicht dieselbe Richtung einschlägt, wie beim *M. coccygeoiliacus*, obwohl beide Muskeln Becken und Oberschenkel am fertigen Tier miteinander verbinden.

Eine ungemein interessante Muskelgruppe stellt der bei manchen Amphibien mit dem *Sartorius* vereinigte *M. semitendinosus* dar. *Pelobates fuscus* repräsentiert die niederste Stufe der Entwicklung, indem die beiden Köpfe des *M. semitendinosus* mit dem *M. sartorius* kniewärts zu einer einzigen Sehne vereinigt und auch beckenwärts nicht so voneinander getrennt sind, als etwa im Genus *Rana*. Von *Pelobates fuscus* bis zu *Rana fusca* hin hat der *M. sartorius* ausser der Trennung von *M. semitendinosus* noch eine andere Veränderung erlitten, indem er sich von der Stammgruppe entfernte und sich lateral verlagernd, auf der ventralen Oberschenkelfläche bis zum Becken hin weiter wuchs.

Perrin hat an einer Serie von Amphibien die kontinuierlich fortschreitende Entwicklung der *Semitendinoso-sartorius*-gruppe nachweisen zu können geglaubt. Wie ich fand, genügt aber das Studium der fertigen Formen zu dieser Feststellung nicht; man muss vielmehr die Entwicklungsgeschichte zu Hülfe nehmen. Die Schwierigkeit für das Verständnis der fortschreitenden Umwandlung dieser Muskelgruppe ist nämlich in dem Verhalten ihres distalen Sehnenendes begründet; ein Punkt, der von meinen Vorgängern auf diesem Gebiete mit Stillschweigen übergangen worden ist. Während nämlich von *Pelobates* aufwärts zu *Discoglossus pictus*, *Bombinator igneus* und die verschiedenen *Bufonen* alle fortschreitenden zur Isolierung der Muskeln führenden Veränderungen sich aus der ursprünglichen Form mit Leichtigkeit ableiten lassen, will dies für die Umwandlung der kniewärts liegenden Sehnen im Genus *Rana* nicht gelingen. Bei allen tiefer stehenden Anuren, soweit ich sie bis jetzt untersucht habe, zieht die vereinigte Sehne der *Semitendinoso-sartorius*-Gruppe vor der Sehne des *M. gracilis* zur Tibia; beim Genus *Rana* schiebt sich dagegen die Sehne des *M. gracilis* und *M. cutaneus femoris*

zwischen die Sehne des *M. sartorius* und des *M. semitendinosus* durch, so dass die Sehne des *M. sartorius* über den *M. gracilis* und *cutaneus femoris*, die Sehne des *M. semitendinosus* dagegen unter diesen Muskeln herzieht. Die distale Sehne der Muskelgruppe ist somit durch die Einschiebung anderer Muskeln bei *Rana* gespalten worden. Diese Veränderung wird nur durch die Erkenntnis des eigenartigen embryonalen Wachstums der Muskeln dem Verständnis nähergerückt. Die Muskeln verbinden nicht primär die Ursprung und Ansatz genannten Teile des passiven Bewegungsapparates, sondern wachsen erst dahin aus. Was also im fertigen Organismus nicht möglich ist, was im Embryo ebenfalls nicht geschehen könnte, wenn bei seiner fortschreitenden Entwicklung die in seinen Vorfahren bestandenen Einrichtungen genau kopiert und dann erst weiter entwickelt würden, das ist wohl möglich und verständlich, sobald wir erkannt haben, dass im Froschembryo während der Entwicklung die geteilten Endsehnen der *Semitendinoso-sartoriusgruppe* sofort den *M. gracilis* und *cutaneus femoris* zwischen sich nehmen, ohne vorher vereinigt, einfach über *M. gracilis* und *cutaneus femoris* hinweggezogen zu sein, wie bei den im System tiefer stehenden *Batrachiern*.

Die Innervationsverhältnisse der Muskelgruppe bleiben dieselben, auch wenn die Trennung der Muskeln komplett geworden ist. Man kann sowohl am Oberschenkel des erwachsenen Frosches als aus dem Studium seiner Entwicklung nachweisen, dass der *M. sartorius* von der dorsalen Seite auf die ventrale gewandert ist und sich nach dem Becken zu verlängert hat. Denn die Eintrittsstelle des Muskelnerven in den *M. sartorius* ist dieselbe geblieben wie bei den *Anuren*, wo der *M. sartorius* noch so kurz ist, dass er das Becken nicht erreicht. Der Nerv für den *M. sartorius* stammt bei der *Batrachiern* aus dem *N. ischiadicus*; während aber die extramuskuläre Strecke relativ unverändert bleibt, wird die intramuskuläre dem beckenwärts gerichteten Wachstum entsprechend bei *Rana* von der Nerveneintrittsstelle aus oralwärts verlängert und ausgebildet. Es liess sich auch für andere der Variation unterworfenen Oberschenkelmuskeln der *Amphibien* zeigen, dass innerhalb dieser Sippe trotz aller Umwandlungen in der äusseren Erscheinung ihrer Muskeln die extramuskuläre Strecke relativ unverändert blieb und nur die intramuskuläre Strecke Auskunft über die vorgekommene Änderung im Wachstum gab. Will man dies in einer mehr allgemein gehaltenen Form ausdrücken, so bleibt bei den *anuren Batrachiern* die Nerveneintrittsstelle erhalten, gleichgültig ob ein Muskel an seinem proximalen oder seinem distalen Ende variiert. Wird ein Muskel beckenwärts länger, so rückt die Eintrittsstelle nicht beckenwärts; sie rückt auch

nicht kniewärts vor, wenn die Verlängerung des Muskels von einer zu einer anderen Form fortschreitend das distale Ende befiel. Wohl aber sind im ersten Falle die intramuskulären Verzweigungen beckenwärts, im zweiten Falle kniewärts weiter vorgedrungen.

Wenn wir die Entstehung der Gelenke verfolgen und die komplizierten Formen derselben aus einfachen glatten Spalten sich entwickeln sehen, so fassen wir das Unvermögen diesen Vorgang zu verstehen in dem Ausdruck zusammen: Die Gelenke bilden sich unter dem Einfluss der Vererbung. Auch die Muskeln gewinnen ihr für jede Species typisches Gepräge unter der Einwirkung jener unbekannten Kräfte, die wir Vererbung nennen, die uns unverständlich bleiben, auch wenn wir noch so tönende Worte erfinden und unsere Ohnmacht, ins Innere dieses Vorganges eindringen zu können, verdecken. Dagegen können wir eins verstehen; das ist die ungemein grosse Zahl von Varietäten der Muskeln, die bei den verschiedenen Individuen gefunden werden. Der Plan der Anordnung wird beibehalten, wenn innere und äussere Bedingungen die anfänglichen Muskelanlagen in die der Species eigenen Bahnen drängen; ändern sich die Wachstumsbedingungen, so ändert sich auch das fertige Muskelbild; es treten Abweichungen vom Schema der Species auf, die, wenn sie den Einrichtungen einer anderen gleichen, als atavistischer Rückschlag gedeutet werden. Das ist aber im gegebenen Falle gar nicht nötig, denn es ist ebensogut möglich, dass in fernstehenden Geschöpfen dieselben Bedingungen sich finden, als wenn beide etwa von einem und demselben Ahnenpaare abstammten. Eine Muskelvarietät braucht keine verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen einer höheren und einer tiefer im System stehenden Art zu enthüllen. Es genügt, auf die bei so verschiedenen Fischen auftretenden elektrischen Organe hinzuweisen.

Wir sind somit mit Bezug auf diesen Punkt der Ungewissheit überlassen; sicherer wird unsere Vorstellung, wenn wir uns darüber Rechenschaft geben wollten, wodurch die Möglichkeit der Entstehung der zahlreichen Muskelvarietäten bei den Species und der so häufigen Abnormitäten in den einzelnen Individuen gegeben ist. Hier wird der Begriff in der That um ein bedeutendes verständlicher, weil der fertige Muskel nicht unbedingt die Punkte im Laufe der Entwicklung zu erreichen braucht, die er für gewöhnlich miteinander verbindet. Die Zerlegung der Muskelmassen in einzelne Muskeln, die Wanderung derselben sind die Ursachen der Variabilität im Muskelsystem, die dann in die Erscheinung tritt, d. h. zu Varietäten führt, wenn andere als

die hergebrachten Bedingungen das Muskelwachstum ordnen und beherrschen.

Der Ausschlag der Veränderung ist um so grösser, je früher während der Entwicklung abweichende, in der Geschichte der Species sozusagen unbekannte Bedingungen auftreten. Das wird verständlich, wenn man bedenkt, wie früh die bleibende Form und Lage des Muskelsystems im Embryo erreicht wird. Was bei dem Erwachsenen nur durch den Aufwand grosser Kräfte erzielt werden könnte, wird im Embryo oft durch die Verschiebung weniger Zellen zustande gebracht. So ist es in der frühen embryonalen Periode der Muskelentwicklung jedenfalls leichter und einfacher dem Flughautmuskel der Fledermäuse die Ausdehnung vom Kopf bis zum Daumen oder dem *M. latissimus dorsi* vom Oberarm bis gegen die Rippen und das Becken hin zu geben, als wenn diese Muskeln im ausgewachsenen Organismus noch auf ihre Insertionspunkte hinrücken müssten. Wir können somit nicht aus der fertigen Form auf die Möglichkeit oder Unmöglichkeit, die verschiedenen Grade der Schwierigkeit für das Entstehen einer Gestaltung Rückschlüsse machen; das kann im Embryo, sobald wir die Gesetze des Wachstums erkannt haben, in ganz anderer Weise vor sich gehen, als wir uns nach dem Studium des fertigen Organismus es uns vorgestellt haben.

In meiner ersten Abhandlung über Nerv und Muskel (Arch. f. mikr. Anatomie Bd. 47) führte ich die Beispiele von der verschiedenen relativen Lage der seitlichen Bauchmuskeln zum *M. rectus abdominis* (pag. 425), zu Beckenmuskeln und dem *M. latissimus dorsi* bei den einzelnen Amphibienspecies auf das verschiedene Wachstum der betreffenden Muskeln zurück. Bei *Rana* deckt der *M. obliquus abdominis externus* zum Teil den *M. latissimus dorsi*; bei der Unke liegt der *M. latissimus dorsi* auf dem *M. obliquus abdominis externus*. Der anale Teil des inneren seitlichen Bauchmuskels liegt bei *Rana* ventral vom *M. rectus femoris* und *M. glutaens*, bei *Bombinator* dorsal zu diesen Muskeln. Somit zeigt sich auch hier, dass wegen des eigenartigen Wachstums der Muskeln aus der relativen Lage desselben keine Homologie erschlossen werden kann: „Bei der einen Tiergruppe liegen dieselben Muskeln ventral zur Wirbelsäule, die bei der anderen dorsal gelagert sind. Derselbe Muskel liegt bei der einen Species nach aussen von einem anderen Muskel, der ihn umgekehrt bei einer nahe verwandten Art von aussen bedeckt. Muskeln ziehen zu Teilen hin, die sie bei nahe stehenden Arten nie erreichen; sind hier kurz, wo sie bei einer anderen ähnlichen Art eine bedeutende Länge aufweisen“ (pag. 431 l. c.)

Als Führer in diesem Chaos dient sowohl die Entwicklungsgeschichte als die Art der Nervenversorgung der betreffenden Muskeln.

Wenn wir uns nun bei dem normalen Ablauf des Geschehens beider Methoden bedienen können, so wird für die Abnormitäten, falls wir nicht ihre Entstehung künstlich hervorbringen können, des Raisonnement unzuverlässiger sein müssen, weil es sich nur auf die Analogie mit entwicklungsgeschichtlichen Vorgängen stützen kann und auf diejenigen Zeichen, welche am fertigen uns vorliegenden Objekt aufzufinden sind. Hier sind es dann vor allem die Nerven, die über die Art der Entstehung einer Abnormität Licht verbreiten.

Von den zahlreichen hierhergehörigen Beispielen will ich nur zwei aus meiner eigenen Erfahrung als besonders prägnant anführen.

Bei dem von K. Hoenes¹⁾ in seiner Dissertation beschriebenen Foetus war die obere Portion des M. cucullaris der rechten Seite mit dem Sternocleidomastoideus verwachsen, sodass der N. auricularis magnus sich nicht wie gewöhnlich um den lateralen Rand des Sternocleidomastoideus, sondern um den oberen Teil des cucullaris herum-schlug.

Die Erklärung wurde nach dem Gesetz des Muskelwachstums in folgender Weise gegeben.

Sternocleidomastoideus und obere Portion des Cucullaris werden von dem Accessorius Willisii innerviert. Da nun die Muskeln niemals primär die sogenannten Ursprungs- und Ansatzstellen miteinander verbinden, sondern von der Nerveneintrittsstelle nach diesen Richtungen hin auswachsen, so wird bei Störungen des Wachstums Ursprung und Ansatz variieren können. In unserem Falle würde demgemäss die vom Accessorius innervierte Muskelzellengruppe, welche die Anlage zu Sternocleidomastoideus und oberer Cucullarisportion darstellt, sich nicht in gewöhnlicher Weise getrennt haben. Während beim Beginn der Muskelfaserentwicklung in der zelligen Anlage für Sternocleidomastoideus und Cucullaris der für den Sternocleidomastoideus bestimmte Teil kopfwärts und auch gegen Sternum und Clavicula hin auswuchs, erreichte die Anlage des Cucullaris proximalwärts Hinterhaupt und Dornfortsätze der Halswirbelsäule, distal aber blieb sie mit dem Sternocleidomastoideus vereinigt und gelangte nicht wie gewöhnlich an Scapula und Clavicula. (pag. 9.)

Vielleicht kann man in diesem Falle die Ursache der abnormen Entwicklung des M. cucullaris in dem abnormen Verlauf des N. auri-

1) Über einen Fall von angeborenem Mangel beider Nieren etc. Bonn 1895.

cularis magnus finden, der dem jungen M. cucullaris durch Zug an seinem Vordringen gegen Schlüsselbein und Schulterblatt und somit an der Vereinigung mit seiner Rumpfportion hinderte.

Bei der bekannten Versetzung des Muskelbauches an das distale Ende des M. palmaris longus wird, wie ich gefunden habe, die extramuskuläre Nervenstrecke entsprechend verlängert. Der Nerv zweigt sich an normaler Stelle vom N. medianus ab, zieht der Sehne entlang und verästigt sich dann im Muskel. Da der Nerv nicht in der Gegend des Muskelbauches vom Medianus abgegeben wird, so ist auf eine starke embryonale Wanderung des normalen Muskelbauches zu schliessen, die zu seiner Verlagerung vom Ellenbogen nach dem Handgelenk führte.

II.

In dem vorausgehenden Abschnitte konnten wir uns mit Bezug auf die Ergebnisse der Arbeiten der einzelnen Autoren kurz fassen, weil dieselben nicht zum erstenmale zu einer Besprechung gelangten. Dieser zweite Abschnitt dagegen wird sich mit solchen Abhandlungen zu beschäftigen haben, die den letzten Jahren entstammen; es wird daher jede derselben, dem Gebrauch der Mitarbeiter an dieser übersichtlichen Darstellung der Ergebnisse anatomischer Forschung entsprechend, für sich behandelt werden müssen. Ein Verzeichnis dieser Arbeiten geht unserer Abhandlung voran.

P. Eisler giebt in seiner Abhandlung über den M. sternalis auch eine Abbildung der normalen Nervenverzweigung im M. pectoralis major des Menschen; sie erfolgt in dem Sinne, wie es dem von Lewis nachgewiesenen embryonalen Wachstum des M. pectoralis major entspricht. Wenn Eisler sich auf Bardeleben und Frohse bezieht, die stets von dem eindringenden Nerven mindestens einen Zweig gegen den Ursprung der Muskeln hinziehen gesehen haben, so kann dies nur ein Missverständnis sein, sobald Eisler daraus einen Widerspruch gegen meine Auffassung ableiten zu können glaubt. Ich habe in Fig. 15. und Fig. 26 meiner zweiten Abhandlung (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 52) intramuskuläre Nervenzweige abgebildet, die sowohl nach dem einen als dem anderen Ende des Muskels hinziehen; ich habe mich aber auch gegen die Übertragung der in der beschreibenden Anatomie aus der gewöhnlichen Leistung der Muskeln abgeleiteten Bezeichnung „Ursprung und Ansatz“ auf die Entwicklungsgeschichte der Muskeln ausgesprochen. Entwicklungsgeschichtlich liegt der Ursprung eines Muskels an dem Ort des Nerveneintrittes; auf seine späteren Insertionen, den Ursprung und Ansatz der Hand- und Lehrbücher, weisen die intramuskulären

Nervenverzweigungen hin. So sieht man am Pectoralis major, wie auch Eisler betont, dass er entsprechend seinen intramuskulären Nervenverzweigungen gegen den Humerus und gegen das Brustbein zu gewachsen sein müsse. Hier will ich denn nun ganz besonders betonen, dass ich von einer grossen Zahl von Muskeln nicht nur die Verzweigung ihrer motorischen Nerven untersucht habe, sondern gleichzeitig auch die Entwicklung des untersuchten Muskels. Bevor ich den Satz aufstellte: der Muskel wächst in der Richtung der intramuskulären Nervenverästelung, kannte ich schon eine grössere Zahl von Thatsachen aus beiden Untersuchungsgebieten und wie mir scheint, fehlt es nicht an Bestätigungen von seiten neuerer Untersucher.

Eisler hat durch seine genaue Beschreibung verschiedener Fälle von Vorhandensein eines M. sternalis einen wertvollen Beitrag zu der Einsicht in die Unabhängigkeit der Verlaufsrichtung eines Muskels von seinem Ursprung geliefert. Während die Fasern des M. pectoralis major fächerartig von der medianen Gegend des Thorax nach dem Oberarm hin ausstrahlen, nehmen die Fasern des von diesem Muskel abgesprengten M. sternalis bald einen queren, einen schrägen (Fig. 1, Tafel I) oder gar einen dazu völlig gekreuzten Verlauf ein, während sie doch bei normalem Ablauf der Entwicklung der Verlaufsrichtung der Pectoralisfasern sich angeschlossen hätten.

Unter den am Schluss der Abhandlung aufgestellten Sätzen ist für unsere Betrachtung von besonderer Bedeutung: „Ein Muskel ist als direkter Abkömmling eines anderen anzusehen, sobald sein motorischer Nerv durch diesen anderen Muskel hindurchtritt und ihn dabei versorgt.“

Vom M. obliquus inferior des Menschen stellt Fr. Frohse in Fig. 6 seiner Abhandlung: „Über die Verzweigung der Nerven zu und in den menschlichen Muskeln“ (Anat. Anz. 1898 pag. 327) eine Verästelungsweise dar, die ohne weiteres die Anschauung widerlegen müsste, es gebe die intramuskuläre Nervenstrecke ein Bild des Muskelwachstums ab. In dieser Figur tritt ein Nerv in die Nähe des Muskels, gabelt sich, ehe er ihn erreicht und giebt von beiden Ästen feine Zweige ab, die alle nach einer Richtung verlaufen. Ganz auffallend ist auch der steile zur Faserrichtung des Muskels fast senkrechte Verlauf des zweiten Hauptastes. Frohse hat die oben von mir ausgesprochene Konsequenz zwar nicht gezogen, aber sie ist so selbstverständlich, dass ich mich genötigt sah, die Nervenverzweigung in diesem Augenmuskel durch eigene Präparation kennen zu lernen. Mir ist eine solche Nervenverzweigung wie sie Frohse zeichnet, nur einmal begegnet. Ich habe freilich nur den Muskel eines ungefähr reifen Kindes, vier von Augen

Erwachsener mit der Lupe präpariert und von dem Muskel zwei Tage alter Kaninchen Osmiumessigsäurepräparate angefertigt. Gewöhnlich strahlte der Nerv fächerartig von der Stelle aus, wo er gegabelt an den occipitalen Rand des Muskels herantrat; von den gröberen Ästen zogen feinere nach beiden Seiten des Muskels hin. Bei dem menschlichen Kinde lag die grobe Verzweigung der Nerven auf der bulbären Fläche des Muskels frei zu Tage; an drei Augen von Erwachsenen war sie in der Muskelmasse eingebettet.

Aber auch in dem Falle, der der Frohseschen Fig. 6 nahekommt, wo die Hauptmasse der Nervenverzweigung auf der dem Bulbus zugewandten Fläche des Muskels ohne weiteres sichtbar war, konnte man bei erschöpfender Präparation die nach beiden Richtungen ausstrahlenden Nerven nachweisen. Frohse hat die tieferen Äste, von denen namentlich die zum orbitalen Ende des Muskels ziehenden Nerven abgehen, nicht berücksichtigt. Leider ist ihm, da er nur einen Muskel präpariert hat, ein Exemplar in die Hände geraten, wo diese Unterlassung leichter möglich ist als in den Fällen, wo der Nerv sich gleich fächerartig ausbreitet. Da ist die Versorgung auch des orbitalen Endes und nicht des bulbären allein ohne weiteres klar. Bei der Präparation eines Exemplars, wie es von Frohse benutzt wurde, muss man den Nerven erst von der Unterfläche abheben, zwischen die Muskelfaserbündel in die Tiefe dringen, um die orbitalwärts gerichteten Nerven zweige zu sehen, während die bulbär ziehenden Nerven auf der Oberfläche sofort sichtbar sind. Somit verhält sich die Nervenverteilung, was die Richtung nach den beiden Enden des Muskels anlangt, bei den bis jetzt untersuchten *M. obliquus inf. oculi* gleich; nur die Lage der intramuskulären Strecke ist verschieden. Ich erlaube mir nach wie vor intramuskulär die Strecke zu nennen, wo der Nerv an den Muskel herantritt und sich von da aus im Muskel verzweigt. Die intramuskuläre Strecke liegt bei manchen Individuen auf der Innenseite des Muskels frei, bei anderen ist sie durch eine Faltung des Muskels in das Innere desselben hineingeraten, ist zuweilen steil mit seitlichen Strahlen, öfter aber fächerförmig verzweigt. Die Präparationen habe ich teils an Spirituspräparaten, teils mit der Essig-osmiumsäuremethode gemacht; namentlich die letztere giebt über gröbere sowohl, als auch über die nur mikroskopisch sichtbare Verteilung der Nerven guten und sicheren Aufschluss, wenn man für ein bestimmtes Präparat sich auf die Darstellung der Nerven eines kleinen Gebietes beschränkt. Das Nervennetz des ganzen Muskels auf einmal gleich gut darzustellen, gelingt wegen der dichten Lagerung der Nerven nicht; Teilstrecken dagegen liefern

überraschend schöne Bilder. Somit ist die intramuskuläre Nerventrecke des *M. obliquus inferior* in guter Übereinstimmung mit dem während der Entwicklung nachweisbaren Wachstum des Muskels. Der Muskel hat entsprechend der Wanderung, die er im Anfange der Entwicklung im Gegensatze zu den übrigen Augenmuskeln der Säugetiere bis in die vordere Gegend der Orbita ausführte, eine lange extramuskuläre Nerventrecke; er wächst in die Breite, und wenn er dann nach der Gegend des Thränennasenganges und nach dem Bulbus zu sich ausdehnt, so verzweigt sich auch der Nerv nach beiden Richtungen hin im Muskel. Dabei ist nicht zu leugnen, dass die Hauptmasse der Nervenenden bulbärwärts gerichtet ist; sie fehlen aber auch in dem entgegengesetzten Ende des Muskels nicht.

Eisler hat in seiner Abhandlung über den *M. sternalis* auf die „sekundäre Apposition von kontraktile Substanz an dem primär minder wachsenden Ende“ aufmerksam gemacht und betont, wie dadurch das Bild der Nervenverteilung im Muskel verändert werden müsse. Das ist nun ein Punkt, der mir bei meinen Untersuchungen wohl bekannt war, der aber nur durch genaue Verfolgung der einzelnen Entwicklungsstadien verschiedener Muskeln klar gestellt werden kann. Ich bin früher hierauf nicht eingegangen, obschon es durch Mays Abbildungen und Beschreibungen hinlänglich bewiesen ist, dass das sekundäre Wachstum von Muskelfasern eine gewisse Rolle spielt; doch ist der Einfluss nicht so gross, dass das, was ich nachzuweisen beabsichtigte, dadurch in Frage gestellt würde.

Hier wäre weiterhin der experimentellen und beschreibenden Beiträge zu gedenken, welche festzustellen suchten, in wie weit das Wachstum der Muskeln vom centralen Nervensystem beherrscht werde. Es sind dies die Versuche von Schaper an Amphibienlarven, die unter Barfurths Leitung ausgeführten Experimente an Axolotlen und verschiedene Beschreibungen von hirn- und rückenmarklosen Missgeburten.

Was die Anencephalen anlangt, so war bei den durch die Literatur bekannt gewordenen Föten die Muskulatur gut entwickelt, selbst wenn im Bereich des Rückenmarks nicht mehr vorhanden war, als die Spinalganglien und die hinteren Wurzeln. Häufiger ist das Vorkommen beschrieben worden, dass der ganze periphere Nervenapparat mit Einschluss der Spinalganglien erhalten war.

An einem Acranier mit totaler Spina bifida, dessen Rumpf-Nervensystem sich nur aus vorderen und hinteren Rückenmarksnerven und den Spinalganglien zusammensetzte, habe ich die Nerven des Oberarmes präpariert und in der ganzen Anordnung derselben bis tief in die

Muskeln hinein keine Abweichung von dem gewöhnlichen Verhalten gefunden. Bedenkt man aber, dass schon bei Embryonen von 20 mm Länge, also im ungefähren Alter von sieben Wochen noch Bardeen und Lewis die Muskulatur im grossen und ganzen in der topographischen Anordnung wie beim erwachsenen Menschen sich findet, so können Acranier dieser Art über die Möglichkeit der für jede Species eigenartigen Wanderungen der Muskeln während der Entwicklung bis zu ihrer endgültigen Lagerung ohne das Vorhandensein eines Nervensystems nichts aussagen. Wir wissen nicht, wann das centrale Nervensystem zu Grunde gegangen ist. Dass es angelegt gewesen sei, geht aus dem Vorhandensein der Retina, des N. opticus und der Spinalganglien hervor, von denen jeder heutzutage annimmt, dass sie nicht selbständig, sondern von der Anlage des centralen Nervensystems gebildet werden. Dass auch die motorischen Nervenzellen vorhanden gewesen sein müssen, beweist das Vorkommen der vorderen Wurzeln mit ihren peripheren Verzweigungen als markhaltige Nerven. In anderen Fällen von Missbildungen, die ich genauer untersuchen konnte, waren unzweifelhafte Hemmungs- und Rückbildungsvorgänge sowohl in der Anordnung der Muskulatur, als auch des Nervensystems gleichzeitig vorhanden. Ein derartiges Vorkommen sagt freilich auch nichts Definitives über die Abhängigkeit der Formbildung vom Nervensystem aus, weil es wie alle bis jetzt untersuchten menschlichen Embryonen nicht den Hergang an dem zur Untersuchung zu Gebote stehenden Objekte aufdecken kann.

Auch der von Schaper citierte Fall von Anencephalie, der von v. Leonowa¹⁾ beschrieben wurde, giebt in dieser Frage keinen befriedigenden Aufschluss. Hier handelt es sich um einen menschlichen Embryo, von dessen Nervensystem die Retina, die Spinalganglien und die sensiblen peripheren Nerven erhalten waren; es fehlte Hirn und Rückenmark; es fehlten sämtliche motorische Nerven.

In der Beschreibung von Leonowas finden sich jedoch an zwei Stellen Hinweise auf eigenartige Lücken im Querschnitte des N. ichiadicus, von denen die Verfasserin vermutet, dass es sich „um die Residuen der fehlenden motorischen Bündel handelt“. Sie gesteht, es sei die Möglichkeit zuzulassen, dass die Schliessung des Medullarrohres und damit die erste Bildung der motorischen Nerven beim Fötus ursprünglich erfolgt war.

Wie vorsichtig die Befunde an einem einzigen Objekte verwertet werden können, um die Vorgänge im Laufe einer langen Entwicklung zu konstruieren, ergibt sich aus dem Gegensatz der in den Berichten

¹⁾ Neurologisches Centralblatt 1898.

Leonowas und Schapers über die Nervenfasern im N. opticus sich finden. Schaper hebt besonders hervor, dass an seiner durch Operation enthirnten Larve von *Hyla arborea* sich der N. opticus so mächtig entwickelt habe, dass die Zahl der centrifugalen Fasern auch bei normalen Tieren eine geringe sein müsse. v. Leonowa konnte in dem N. opticus des Anencephalus weder marklose noch markhaltige Fasern entdecken. Es muss somit der Leonowasche Fall noch durch eine nicht gleichartig im Nervensystem vorschreitende Rückbildung ausgezeichnet gewesen sein. Die peripheren sensiblen Fasern der Rückenmarksnerven waren normal, der Opticus entbehrte der Fasern, obwohl die Bedingungen für das Vorhandensein derselben in dem vorhandenen und mit einer Retina ausgestatteten Auge ebensogut vorhanden waren, wie für die sensiblen Nerven in den Spinalganglien.

Schaper hat allerdings bei der von ihm operierten Froschlarve die *Mm. depressor cart. hyaloideae et mandibulae* und *masseter* sich entwickeln sehen, obwohl der operierten Kaulquappe das Hirn fehlte. Jedenfalls sollen derartige Ergebnisse zu weiteren Versuchen anregen, um die so ungemein wichtige Frage, wann treten Nerv und Muskel in das bekannte Abhängigkeitsverhältnis ein, definitiv zu lösen. Die vorliegenden Untersuchungen sind zwar sehr wichtiges Material, vermögen die Frage aber noch nicht endgültig zu entscheiden, da an dem von Schaper genau untersuchten Fall die basalen Kopf- und die Spinalganglien vorhanden waren und die operierte Larve sowohl spontane als reflektorische Bewegungen machte. (pag. 165 u. figd. sowie 176).

Es ist somit bis jetzt kein einziger Fall bekannt geworden, wo spontan, d. h. ohne äusseren Eingriff oder zufolge eines solchen das ganze Nervensystem mit Einschluss der Spinalganglien während der Entwicklung gefehlt hätte; bei allen untersuchten Missgeburten hat sicher das centrale Nervensystem in der ersten Entwicklungsperiode bestanden, wie das Vorhandensein von sensiblen und motorischen Nerven beweist; in dem Leonowaschen Falle ist es zum mindesten wahrscheinlich, dass auch motorische Nerven angelegt gewesen und erst später degeneriert sind.

Trotzdem muss es als festgestellt bezeichnet werden, dass das Wachstum embryonaler Muskeln bis zu einem gewissen, in seinem Umfange uns aber unbekannten Grade unabhängig vom Nervensystem vor sich gehen kann. Ob jedoch die regelrechte Anordnung der Anlage zu dem komplizierten Muskelapparat, zur Ausbildung der verwickelten Lagebeziehungen der einzelnen Muskeln untereinander und zum Skelet

und anderen beweglichen Teilen ohne Nerven möglich sei, können erst weitere Untersuchungen lehren.

Jedenfalls zeigen die Experimente, welche Barfurth und Rubin an Axolotln ausführten und über die Barfurth auf der Bonner Anatomienversammlung berichtete, dass nach Amputationen eine normale Regeneration nicht eintritt, wenn die Nerven dauernd ausgeschaltet werden. Es müsste somit bei Embryonen festgestellt werden, ob trotz andauernder Einflusslosigkeit des Nervensystems etwa eine Extremität sich ohne Abnormität entwickeln könne, wenn das Experiment vor der ersten Anlage der Extremität beginnt. Die Fälle von Anencephalie können hierüber keinen Aufschluss geben, da die Embryonen zu weit entwickelt waren, als sie zur Untersuchung kamen. Man konnte somit nicht bestimmen, wann die Hemmungsbildung und die Rückbildung des Nervensystems eingesetzt hat; sie könnten, da die Muskeln schon früh den Typus des fertigen Tieres erreichen, recht wohl erst nach diesem Termin eingetreten sein. Dann wäre das Weiterwachsen als einfacher vegetativer Vorgang verständlich. Aber wenn im Embryo auch die ganze, komplizierte Anordnung und der spezifische Aufbau der Muskeln ohne Nerveneinfluss geschehen könnte, so würde dennoch eine typische Übereinstimmung im Wachstum der Muskeln und ihrer zugehörigen Nerven bestehen bleiben und aus dem Bild der Nervenverteilung im Muskel auf seine embryonale Herkunft und Wanderung, sein ganzes Wachstum ein Rückschluss zu machen möglich sein. Aus diesem Grunde betone ich an dieser Stelle ausdrücklich, dass wir bis jetzt über die Abhängigkeit des embryonalen Muskelwachstums vom Nervensystem noch nicht unterrichtet, wohl aber imstande sind, aus dem Bilde der Nervenverteilung im Muskel Rückschlüsse auf seine Herkunft und die Art seines Wachstums zu machen; uns vorzustellen vermögen, von wo aus ein Muskel seine Insertionspunkte oder -ebenen erreichte.

Übrigens würde, wenn sich für die völlig voneinander unabhängige Fertigstellung des Nerven- und Muskelapparates im Embryo die Beweise auch häufen würden, der Vorgang nicht vereinzelt dastehen. Sind doch bei den Acephalen die Gelenke und die Knochenformen normal ausgebildet; senkt sich doch ohne nachweisliche Beteiligung des Nervensystems die Linse ins Auge; abgesehen von den komplizierten Wanderungen, die die ersten Zellen des gefurchten Eies ausführen müssen, um in ihre richtige Lage zu gelangen. Es würden sodann im ganzen embryonalen Körper die Teile einer höchst verwickelten Maschine, das Nervensystem, der aktive und passive Bewegungsapparat, die für ein erst später erfolgendes Ineinandergreifen nötigen morphologischen und topographi-

sehen Ausbildungen erreichen, ohne dass eine Unterordnung des einen dieser Teile unter den anderen vorhanden wäre.

Hier möchte ich noch eine Bemerkung einschalten, die sich auf die Beurteilung der Angaben über Nervenverteilung im Muskel beziehen, um damit zu zeigen, wie schwer es hält, wenige besonders günstige Objekte ausgenommen, ein zutreffendes Gesamtbild von den Nerven eines Muskels zu gewinnen.

Über den *M. retractor bulbi* des Kaninchens haben Rouget und Mays ausführliche Angaben gemacht. Mays hebt mit Recht hervor, dass in Rougets Figur die Nervenverzweigung zu spärlich sei. Vor allen Dingen richtet Rouget alle Nervenendigungen nach dem bulbären Ende des Muskels, was bei Mays verbessert wird, dass die Verzweigungen der Nerven nach beiden Enden des Muskels ziehen. Das ist namentlich an dem äussersten Teile des Muskels gut ausgeprägt, wenn man damit die Portion bezeichnet, die von den letzten Zweigen des Nervenstammes erreicht wird. Der Nerv zum *M. retractor bulbi* ist ein Zweig des *N. abducens*, der selbst zwischen *M. rectus superior* und *rectus lateralis* von der oberen Seite her auf die Innenseite des *M. rectus lateralis* gelangt, um sich nach der Öffnung der Orbita zu im Muskel zu verästigen. Ehe der *N. abducens* den *M. rectus lateralis* erreicht, giebt er mehrere Ästchen ab, die zum *M. retractor bulbi* ziehen. Dieser Muskel ist beim Kaninchen eine stark gebogene Platte mit einem Spalt, der sich an der Stelle befindet, wo die Nervenstämme des *N. nasociliaris*, *oculomotorius* und *abducens* in den Muskelkegel der Orbita eintreten. Das cerebrale Ende des Muskels ist dicht zusammengedrängt, das bulbäre umkreist den Augapfel, indem es in unregelmässiger Kurve unter und hinter den anderen Augenmuskeln zur Sklera gelangt. Die Fasermassen des Muskels sind nicht gleich lang und daher kommt es, dass man mehrere Abteilungen des Muskels unterscheiden kann, die aber in ihrem Verlauf nicht durch deutliche Zwischenräume getrennt sind. Es giebt aber ein Mittel, festzustellen, dass die einzelnen Abteilungen des Muskels nicht gleichzeitig entstanden sein können. Das ist der Verlauf der Nerven. Wie gesagt, tritt der Nerv in mehrere Stämmchen gespalten auf die Aussenfläche des Muskels, zieht lateral weiter, dann nach unten und endet, indem er auch medial weiter zu verfolgen ist, in dem Teile, der von da weiterzieht, bis er den vorhin beschriebenen Spalt im Muskel erreicht. Die Nervenstämme ziehen somit von der lateralen Partie bis zur medialen und liegen bald aussen, bald innen auf den an Länge verschiedenen Abteilungen so, dass sie selbst ungefähr gleich weit von dem sogenannten Ursprung und

Ansatz des Muskels entfernt sind. Die Ausstrahlungen der Nerven, die zu den Muskelfasern hinziehen, verlaufen nun in senkrechter Richtung zur Lage des Hauptstammes, also nach den beiden Enden der Muskelfaser hingerrichtet, und die Hauptmasse der Nervenendigungen liegt in den Abteilungen, wo der Nerv selbst aussen liegt, ebenfalls aussen; liegt der Nerv auf der Innenfläche des Muskels, so findet man in dieser Abteilung auch die Hauptmasse der Nervenendigungen auf der Innenfläche.

Daraus kann erschlossen werden, dass der *M. retractor bulbi* beim Kaninchen sich vom *M. rectus lateralis* an dessen oberem Rande abzweigte und, indem er aus dem abgegebenen Material sich weiter entwickelte, unter allen Augenmuskeln her den *N. opticus* selbst umkreisend bis dicht an seine Ausgangsstelle fortwuchs, von ihr aber zeitlebens durch einen Spalt getrennt blieb. Die Fasern des Muskels haben sich in der Richtung des Verlaufs der Hauptstämme der Nerven vermehrt und sind von der Stelle aus, von wo die letzten Zweige im ganzen Verlaufe des Muskels abgegeben werden, in die Länge ausgewachsen, wie sich dies aus den nach beiden Richtungen hin erfolgenden Verästelungen der Nerven ergibt.

Der *M. retractor bulbi* der Katze hat nach den Untersuchungen Mays¹⁾ eine ganz andere Nervenausbreitung. Es würde ungemein interessant sein, die Entwicklung dieses Muskels bei der Katze und dem Kaninchen genau zu kennen. Der Zustand bei den erwachsenen Tieren weist darauf hin, dass hier grosse Verschiedenheiten in der Entwicklung vorkommen müssen, wenn auch beide Male der *M. retractor bulbi* vom *N. abducens* versorgt wird, und beide Muskeln aus der Substanz des *M. rectus lateralis* abstammen. Bei der Katze erreicht der *N. abducens* den *M. retractor bulbi* viel eher, als den *M. rectus lateralis*. Der *M. rectus lateralis* ist kranial um ein gutes Stück kürzer als der *M. retractor bulbi*. Die Nerven dringen in den *M. retractor bulbi* zwar von den Aussenseiten ein, durchbohren ihn aber, sodass die groben Verzweigungen alle auf der Innenfläche des Muskels liegen und die feineren teils auf der Innen- teils auf der Aussenfläche. Im bulbären Ende überwiegen die auf der Aussenfläche gelegenen, im kranialen Ende die auf der Innenfläche des Muskels gelegenen feinen Zweige. Schon Mays macht darauf aufmerksam, dass Nervenästchen bald zu einer, bald zur anderen benachbarten Portion des Muskels Zweige abgeben. Das würde alles dafür sprechen, dass der Muskel sich beim Kaninchen ganz anders entwickelt hat, als bei der Katze.

1) Zeitschrift für Biologie. Bd. 22 u. 23.

Beim Kaninchen verläuft der Hauptnervenstamm aussen cirkulär, etwa in der Mitte der Fasern; bei der Katze tritt er weit ab vom Bulbus in die Muskelmasse und verzweigt sich in gestreckten Zügen auf der Innenseite des Muskels. Es fehlt somit der grosse auf der Aussenseite gebogen verlaufende Hauptstamm des Nerven bei der Katze. Dabei ist besonders auffällig, dass bei der Katze benachbarte Portionen von demselben Stämmchen Zweige erhalten, sodass zu erwarten ist, der Muskel habe sich beim Kaninchen durch kontinuierliche Apposition, bei der Katze durch Delamination aus der ersten Anlage und durch sekundäre Verschiebung der einzelnen Portionen in der Richtung von dem oberen Rande des *M. rectus lateralis* aus um den *Opticus* herum entwickelt. Wenn man den Aufbau der beiden Muskeln prüft, werden sich möglicherweise in der Länge der Fasern noch Verschiedenheiten finden, die ebenfalls zur Erklärung der Verschiedenheiten der Nervenverbreitung in den beiden Muskeln verwertet werden können. Jedenfalls sind die Muskeln der beiden Tiere zwar homolog, aber doch verschieden gebaut, sodass die Verschiedenheit der Nervenverteilung in ihnen zwar noch nicht völlig aufgeklärt, aber doch nicht ganz unverständlich ist.

Wie die Entwicklungsgeschichte gezeigt hat¹⁾, entsteht der *M. levator palpebrae superioris* aus dem *M. rectus superior oculi*. Würde man die Muskeln ohne Rücksicht auf ihre Nerven präparieren, so käme man zu der einwandfreien Anschauung, dass sie durchaus getrennte Muskelindividuen darstellen. Geht man aber sorgfältig auch der Nervenverteilung in den Muskeln nach, so würde man vorhersagen können, dass beide aus derselben Anlage hervorgegangen seien.

An einem menschlichen Auge, dessen Nerven, soweit sie mit blossem Auge zu verfolgen sind, unter Wasser präpariert wurden, fand ich die nachstehend beschriebene Nervenverteilung.

Der für den *M. rectus superior oculi* bestimmte Ast des *N. oculomotorius* gabelt sich in drei Hauptzweige, die sich alsbald weiterteilen und einen auf der Innenfläche des Muskels gelegenen Plexus bilden. Von diesem Plexus ziehen Zweige in kranialer, vorzugsweise aber in bulbärer Richtung und zwar so, dass in den Zwischenräumen zweier Muskelfaserbündel je ein Nervenzweig eindringt; von oberflächlich gelegenen waren 15 solche der Länge nach verlaufende Zweige sichtbar. Die medial gelegenen, die zweifellos aus dem ganzen Nervenstamme

¹⁾ Reuter, K., Anatomische Hefte. I. Abt. IX. Bd. 1897 u. Henckel, Friedr., Anatomische Hefte. I. Abt. Heft 33. 1898.

Fasern erhielten, vereinigten sich nochmals zu einem Plexus, versorgten die mediale Partie des Muskels und zogen in zwei langen Stämmchen auf die Innenseite des *M. levator palpebrae superioris*, in dem sie sich dann verästelten. Die Nerven auf der medialen Seite des *M. rectus oculi superior* und die des *M. levator palpebrae superioris* verhalten sich dergemäss wie der Nerv ein und desselben Muskels, da dieselben Stämmchen sowohl der medialen Partie des oberen geraden Augenmuskels als dem Heber des oberen Augenlides die motorischen Endzweige zuführen.

Das Vorgetragene beansprucht nicht, als eine erschöpfende Darstellung der Nervenverbreitung in den beiden Augenmuskeln zu gelten. Es ist aus dem Bild der Nervenverzweigung nur dasjenige herausgehoben worden, was für die einstige Zusammengehörigkeit der beiden Muskeln von Bedeutung ist.

Bei den niederen Wirbeltieren, den Fischen und Amphibien existiert kein *M. levator palpebrae superioris*.

Nun hat Reuter für das Schwein nachgewiesen, dass der *M. levator palpebrae superioris* sich vom *M. rectus superior* des Auges abspaltet. Somit sind auch an dieser Stelle Nervenverteilung und Entwicklung in völliger Übereinstimmung; aus dem Verhalten der Nerven ist die Art der Ableitung des *M. palpebrae superioris* mit Sicherheit vorherzusagen. Wenn auch für den Menschen wegen Mangels an geeignetem Material der Ursprung des *M. levator palpebrae superioris* bis jetzt noch nicht festgestellt werden können, so verdient doch hervorgehoben zu werden, dass sich der Muskel in dem Sinne der ersten bei den Säugtieren nach der Abspaltung eingeleiteten Bewegung beim Menschen weiter verschiebt. Die Muskeln liegen bei Embryonen des Menschen, wie Strahl und Henkel gezeigt haben, zuerst nebeneinander; die bei den erwachsenen Säugetieren eingeleitete Wanderung über den medialen Rand des *M. rectus superior oculi* tritt auch im menschlichen Fötus am Ende des dritten Monats auf und wird bis zur Deckung des oberen geraden Augenmuskels in dem 5. bis 6. Monat fortgesetzt. Hier vollzieht sich also ein Vorgang, der in kontinuierlicher Folge eine Weiterentwicklung darstellt. Ich habe an anderen Stellen darauf hingewiesen, dass diese Form der Weiterentwicklung nicht immer vorhanden zu sein braucht.

Ein Vergleich der Nervenverteilung bei solchen Gruppen von Muskeln, die nachweislich aus einer Anlage hervorgegangen sind, ist in mehr als einer Hinsicht ungemein lehrreich. An den Extremitäten sind die Nerven der einzelnen Muskeln völlig unabhängig voneinander

geworden, wenn man die höheren Tiere ins Auge fasst. Nichtsdestoweniger kann man entwicklungsgeschichtlich nachweisen, dass bestimmte Muskelgruppen aus einer einzigen embryonalen Anlage hervorgehen. Unter einer solchen Anlage ist eine kleinere Einheit zu verstehen, als sie etwa ein Myotom darstellt. Man würde bei niederen Tieren, wie ein Vergleich der Extremitätenmuskeln der einzelnen Amphibien ergibt, gewiss noch Muskelgruppen finden, deren einzelne Muskelindividuen einer völlig unabhängigen Kontraktion nicht fähig sind, da die Isolierung der Muskeln bei den einzelnen Species in verschiedenem Grade fortgeschritten ist. Bei *Pelobates fuscus* sind die bei *Rana* völlig unabhängig voneinander bestehenden und isolierten *M. semitendinosus* und *sartorius* noch vereinigt, und es müsste durch das Experiment am lebenden *Pelobates* entschieden werden, ob die Reizung des Nerven eines dieser Muskeln auch Kontraktion im anderen Muskel hervorzurufen imstande ist.

Halten wir uns vorab an die anatomischen Unterschiede in der Nervenverteilung, so würde eine einheitliche Muskelmasse in mehrere Muskelindividuen ohne weiteres durch das Einwuchern einer grösseren Masse von Bindegewebe zerlegt werden können, falls nur mehrere Stammfasern von Nerven zu ihrer Innervation in Dienst gestellt wären. Träfe dies nicht zu, so müsste, um eine zeitlich und ihrer Wirkung von den übrigen Muskeln unabhängige Kontraktion zu erzielen, im Rückenmark erst die Vermehrung der Ganglienzellen durch Teilung und dadurch die Schaffung von neuen Stammfasern erfolgen. Die Art nun, wie sich einzelne Muskeln aus gemeinschaftlicher Anlage emancipieren, ist in verschieden fortgeschrittenem Grade durchgeführt und auch die Geschichte der Entstehung der einzelnen Muskeln ist eine verschiedene. Die Bauchmuskeln der niederen Wirbeltiere entstehen durch flächenhafte Abspaltung von einem primären entweder bleibenden oder wieder vergehenden Muskel; beim Huhn entstehen alle Bauchmuskeln aus der primären Anlage gleichzeitig. Wenn bei allen Wirbeltieren die Lage der Nerven zwischen den Bauchmuskeln dieselbe ist: so ist sie doch nicht überall auf dieselbe Weise entstanden. Bei den Amphibien kann die Lage der Nerven aus der Entwicklungsgeschichte begriffen werden; beim Huhn dagegen nicht, wenn man nicht die Annahme macht, es sei das langsame Verfahren der peinlich genauen Wiederholung der ursprünglichen Bildungsvorgänge summarisch verkürzt worden, und die Nerven hätten bei der höheren Form durch die Kraft der Vererbung den Weg eingeschlagen, den sie auf durchaus natürliche und begreifliche Weise bei niederen Formen zu nehmen gezwungen waren. Es ist ganz unerfindlich, weshalb beim Huhn die Nerven den tatsäch-

lich begangenen Weg wählen; er könnte auch ebensogut ganz anders ausfallen.

Schalten wir also aus, was nicht direkt begriffen werden kann, und vergleichen wir die Bauchmuskeln der Amphibien mit dem *M. levator palpebrae superioris* der Säugetiere, so ziehen die Nervenstämme zwischen den Bauchmuskeln und geben abwechselnd dem innen und dem aussen gelagerten Muskel Zweige ab. Beim *M. levator palpebrae superioris* dagegen liegen die Muskeln beim Menschen schliesslich auch übereinander; aber der Nerv zum oberen Muskel, dem Augenlidheber, geht nur von einer Seite des tiefer gelegenen ab und zwar aus dem Grunde, weil der obere Muskel sich von dieser Seite des tiefer gelegenen Muskels aus entwickelt, sich isoliert hat und dann erst sekundär über den tieferen Muskel hingewandert ist. Die Nervenverteilung in den Bauchmuskeln ist eine verschiedene, weil die Entstehung eine andere ist. Die Bauchmuskeln der Amphibien entstehen nicht durch Abspaltung vom Rande des primären Muskels, sondern an Ort und Stelle, und daher ihre abweichende Nervenverteilung.

Die Abhandlung von Engert beschäftigt sich mit der schon von Fischel¹⁾ eingehend untersuchten Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei Vögeln. Als Material dienten Hühnerembryonen.

Die erste Veränderung der Myotome besteht in einer Streckung, sodass die dorsale und ventrale Kante weiter vorrücken; gleichzeitig löst sich der mittlere Teil der lateralen Wand der Myotome als Coriumblatt von der medialen Wand, dem Muskelblatte ab, und nur die dorsalen und ventralen Umschlagränder der lateralen Wand bleiben in Zusammenhang mit dem Muskelblatte. Diese Umschlagstellen an der ventralen und dorsalen Myotomkante werden als Vegetationspunkte des Muskelblattes gedeutet und die Auffassung Kästners²⁾ zurückgewiesen, dass die Zellen des Coriumblattes vereinzelt an der Muskelbildung sich beteiligen und ebenso die Kollmanns³⁾, das Coriumblatt schiebe sich als schmaler Streif in die Bauchwand vor und bilde den ventralen Seitenrumpfmuskel.

Bis zum fünften Tage ist auch die Umschlagfalte an der dorsalen und ventralen Myotomkante geschwunden; aber die Grenzen des Muskelblattes sind wegen der kompakteren Anordnung und intensiveren Färbbarkeit klar zu erkennen.

1) *Morphologisches Jahrbuch*, Bd. 23. pag. 544—561.

2) *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, Anat. Abt. 1892.

3) *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, Anat. Abt. 1891.

Bei $5\frac{1}{2}$ Tage alten Embryonen hat sich nach Engerts Darstellung der *M. obliquus externus thoracoabdominalis* vom Myotom abgespalten. Die ventrale Myotomkante steht anfangs noch in Verbindung mit dem *M. obliquus abdominis externus*, von dem sie sich später ablöst. Der *M. obliquus abdominis externus* wächst am sechsten Tage dorsal- und ventralwärts weiter, was, wie ich hinzufügen will, für unsere Zwecke von Wichtigkeit ist, weil es in Übereinstimmung mit dem intramuskulären Nervenverlauf sich befindet. Hierzu seien folgende Bemerkungen gestattet. — Das Auffallende an der Entwicklung der Bauchmuskulatur im Vergleich zu der der Amphibien ist das Vorauf-eilen des *M. obliquus abdominis externus* und die Ableitung aller Muskeln aus einem gemeinschaftlichen Bildungsmaterial. Es findet also keine Delamination aus einem primären Bauchmuskel statt, sondern die Muskeln entstehen fast gleichzeitig und wachsen dann als Spaltprodukte der gemeinsamen Anlage ventral und dorsal weiter. Bei den Amphibien besteht anfänglich nur ein *M. obliquus abdominis internus*, dieser geht zu Grunde und vielleicht aus Resten seines Materials bauen sich nach Maurer die *Mm. obliquus abdominis externus* und *transversus* auf, von denen jedoch, wie ich feststellen konnte, der *M. obliquus abdominis* früher entsteht als der *transversus*.

Nach Engert sind die beiden *Mm. intercostales* dem *M. obliquus abdominis internus* homolog. Dem Nervenverlauf gemäss muss man jedoch den *M. intercostalis externus* mit dem *M. obliquus abdominis internus* und den *M. intercostalis internus* mit dem *M. transversus abdominis* in ein System bringen. Mir scheinen Engerts Abbildungen auch mit dieser Auffassung in Übereinstimmung zu sein. Engert bemerkt mit Recht, dass die Faserrichtung kein Beweisstück für die Homologie zweier Muskeln abgeben könne; ich habe das schon früher betont; der beste Beweis liegt, wie ich hier bemerken möchte, in der verschiedenen Faserrichtung des *M. rectus* der höheren Wirbeltiere im Vergleich zum *M. obliquus abdominis internus*, aus dessen Flucht er beim Axolotl noch kontinuierlich in die abweichende Lage übergeht, während bei den höheren Wirbeltieren beide Systeme getrennt sind.

Wichtig an Engerts Abbildungen ist auch der in diese eingetragene extramuskuläre Nervenverlauf. Da kein primärer Bauchmuskel ausgebildet wird, sondern die drei Muskeln sich aus einer mächtigen Anlage abspalten, so zieht der Nerv nicht ventral zu dieser Anlage wie bei Amphibien weiter, sondern dringt sofort in sie ein, sodass die definitive Lage der extramuskulären Nervenstrecker auf andere Weise zustande kommt als bei den Amphibien. Die Spaltung in die drei Bauch-

muskeln muss also beim Vogelembryo in der Richtung der Hauptäste des Nervenstammes erfolgen; sie stellt eine bedeutend gegen die tiefer organisierten Wirbeltiere abgekürzte Entwicklung dar.

Von den beiden amerikanischen Autoren, welche gemeinschaftlich die Entwicklung der Rumpf- und Extremitätenmuskulatur des Menschen verfolgten und eine erste Abhandlung darüber auch gemeinschaftlich veröffentlichten, hat W. H. Lewis bald darauf eine ausführlichere Schilderung der Entwicklung des Armes beim Menschen erscheinen lassen. Es ist zu erwarten, dass in gleicher Weise Bardeen eine eingehendere Beschreibung der Entwicklung des menschlichen Beines geben wird. Wir begnügen uns daher vorläufig mit der Besprechung der zweiten Abhandlung von Lewis, die, soweit sich das bis jetzt beurteilen lässt, in allen Punkten eine Übereinstimmung zwischen der Ausbildung der Muskelform und Muskelansätze mit dem beim Erwachsenen gefundenen Nervenbild erbringt.

In dem von H. W. Lewis untersuchten 3,5 mm langen menschlichen Embryo mit 13 Urwirbeln ist noch keine Spur von einer Extremitätenanlage vorhanden. Die Myotome sind scharf begrenzt und geben keine Zellen in der Gegend ab, wo die Anlage des Armes demnächst sich zeigen wird. Die Somatopleura dieser Region ist in lebhafter Zellteilung und infolgedessen verdickt.

In einem menschlichen Embryo von 14 Urwirbeln ist das erste deutliche Anzeichen einer Armanlage vorhanden; woher die Zellen dieser Anschwellung stammen, kann nicht entschieden werden. Ob die Myotome dazu beitragen, bleibt zweifelhaft. Lewis betont gegenüber diesen mit Reserve ausgesprochenen Sätzen, dass zu jener Zeit noch keine Nerven vorhanden seien. Es ist somit auch für den Menschen bestimmt nachgewiesen, dass die Verbindung der Nerven mit den Muskeln erst sekundär erfolgt. So ist an einem 9 mm langen Embryo von $4\frac{1}{2}$ Wochen der Plexus brachialis deutlich; aber die einzelnen Nerven sind, wie durch eine nach einem Plattenmodell angefertigte Zeichnung (Fig. 6) erläutert wird, noch nicht bis über die Ellenbogengegend hinaus gewachsen. Vorderarm und Hand entbehren noch der Nerven.

Lewis hat für den Menschen die Wanderungen des *M. pectoralis major* und *minor*, des *M. latissimus dorsi*, des *M. trapezius* und *sternocleidomastoideus*, sowie der Infrahyoidmuskeln des *M. rhomboideus* und des *M. serratus anticus* nachgewiesen. Das Wachstum dieser Muskeln erfolgt in der Richtung der intramuskulären Nervenverzweigung.

In einem 10,5 mm langen und ungefähr 5 Wochen alten Embryo sind *M. pectoralis major* und *minor* in ihrer Anlage noch vereint. In

dieser ist die Fibrillenbildung mit Ausnahme des Endes, welches an den Humerus sich festheftet, im Gange; hier ist noch das zellige Gewebe vorhanden, welches Lewis Vormuskelmasse genannt hat. Man findet ausser der Festheftung am Oberarm noch Befestigungen an der Clavicula, dem Processus coracoides und der zweiten Rippe. Im Muskel liegen komplizierte Nervenplexus, von denen Fasern nach allen Richtungen ausstrahlen.

An dem Embryo von 16 mm und ungefähr sechs Wochen sind im Gebiet der vorhin beschriebenen Muskeln folgende Veränderungen aufgetreten. Die Gruppe ist zu einer breiten, dünnen Platte ausgezogen und in den Pectoralis major und minor gespalten. Der *M. pectoralis minor* zieht vom Processus coracoides zur zweiten, dritten und vierten Rippe, ist demgemäss im Vergleich zu seiner Lage im jüngeren Embryo am Brustkorbe weiter abwärts gewachsen. Der *M. pectoralis major* weist seine beiden Portionen auf: die clavikulare entspringt vom medianen Drittel der Clavicula, die sternokostale von den ersten sechs Rippen und der Anlage des Sternum. Das Wachstum befindet sich somit in Übereinstimmung mit der Nervenverteilung im Muskel. Man braucht nur die sorgfältigen Darstellungen Eislers¹⁾ vom Nervenverlauf im Pectoralis major mit den Ergebnissen Lewis über die Vergrösserung und Ausdehnung des wachsenden Muskels zu vergleichen. Dabei soll besonders betont werden, dass, wie aus Lewis Angaben hervorgeht, die Muskelfaserbildung in der am Humerus befestigten Partie des Muskels später auftritt als in der kostalen. Es ist somit der Muskel auch gegen den Humerus zu gewachsen.

In gleicher Weise lassen sich aus Lewis Abhandlung für die übrigen genannten Muskeln die Wachstumsvorgänge nachweisen, und wenn man die Nervenverbreitung in den Muskeln untersucht, auch hier die Übereinstimmung von Richtung der Nervenverzweigung und Wachstumsrichtung erkennen. Es würde zu weit führen, wenn ich dies für die übrigen Muskeln in gleicher Weise wie für die beiden *Mm. pectoralis* im einzelnen nachweisen wollte.

Von besonderer Bedeutung ist noch der von Lewis erbrachte Beweis, dass der *M. brachialis internus* zuerst von dem darüber gelegenen *M. biceps* nicht zu trennen ist. Diese Form der späteren Trennung einheitlich angelegter Muskelmassen kommt weit verbreitet vor. Mir scheint aber die Versorgung des *M. brachialis internus* durch den *N. musculocutaneus* und den *N. radialis* dafür zu sprechen, dass im fertigen *M. brachialis internus* sowohl Elemente der Beuge- als der Streckmuskul-

¹⁾ l. c.

anlage vorhanden sind. Das müsste freilich durch eine lückenlose Serie embryonaler Entwicklungsstadien nachgewiesen werden. Es giebt aber mehrere Anhaltspunkte, die dies neben der Art der Nervenversorgung des Muskels sehr wahrscheinlich machen.

An beinahe ausgetragenen menschlichen Embryonen findet man im M. brachialis internus einen deutlichen, medianen Längsspalt, der einen medialen und einen lateralen Teil des Muskels abgrenzt. Bei der Katze¹⁾ verläuft der N. radialis nicht zwischen M. brachialis internus und M. brachioradialis, sondern zwischen diesem und dem M. extensor carpi radialis longus. Es muss aber nach der ersten Anlage aus getrennten Elementen später eine totale Vereinigung derselben im Muskel eintreten. Man kann nämlich, wie ich dies an der Katze versucht habe, durch Reizung des N. radialis den ganzen M. brachialis internus zur Kontraktion bringen. Das sind, wie mir scheint, zwei wichtige Punkte in der Lehre von Muskel und Nerv. Erstens dass die Antagonisten unter den Muskeln, durch Lageverschiebung zu Synergisten umgewandelt werden können und dass demzufolge auch im fertigen Organismus dieser Vorgang künstlich nachgeahmt werden kann. Dann aber das wichtige Ergebnis, dass Muskeln verschiedener Herkunft nicht allein eine morphologische, sondern auch eine physiologische Einheit bilden können. So dürfte man auch von dem M. biceps femoris eine sekundäre Verschmelzung heterogener Anlagen zu einem Muskel nach der Art der Nervenversorgung erwarten, während der zweiköpfige M. biceps brachii sowohl nach der Art der Nervenversorgung, wie auch der inzwischen durch Lewis gegebenen Entwicklungsgeschichte gemäss sich erst sekundär aus einheitlicher Anlage in zwei Muskelbäuche spaltet.

Aus den von Lewis nach seinen Modellen angefertigten Abbildungen glaube ich auch das folgende entnehmen zu können.

Der mediale Kopf des M. triceps wächst offenbar, wie ein Vergleich der Fig. B und C auf Tafel II ergibt, von der Ellbogengegend am Humerus proximalwärts. Embryo B ist 16 mm lang und ungefähr sechs Wochen alt, Embryo C ist 20 mm lang und ungefähr 7 Wochen alt. Der Muskel wird nicht allein länger, sondern auch dicker. Wie schon ein aufmerksamer Vergleich dieser Figuren ergibt, werden offenbar beim Aufrücken des proximalen Randes nicht die Fasern verlängert, sondern vermehrt; es ist als ob proximal neue Muskeln angelagert würden. So verhält sich ja auch der ausgewachsene Muskel; Ursprung und Insertion sind breit und die einzelnen Muskelfasern dem-

¹⁾ Clasen, F., Die Muskeln und Nerven des proximalen Abschnittes der vorderen Extremität der Katze. Nova acta Leopoldina. Bd. 69. Nr. 3. Halle 1895.

entsprechend kürzer als die ganze Länge des Muskels. Demgemäss kann der mediale Tricepskopf nicht gewachsen sein, wie etwa der *M. latissimus dorsi* auswächst, dessen Fasern sich verlängern. Sein scheinbares Längenwachstum ist vielmehr durch Angliederung neuer Muskelgruppen entstanden, von denen allerdings erst auf entwicklungsgeschichtlichem Wege erkannt werden kann, ob sie aus selbständigen Anlagen später als die erste fertige Muskelmasse entstanden sind, oder durch Abspaltung von dem zuerst fertig gebildeten Muskel.

Die Verteilung der Nerven im Muskel ist in Übereinstimmung mit der Annahme von dem Breitenwachstum des Muskels. Präpariert man den zum medialen Tricepskopf ziehenden Nerven, so findet man, dass er in 3 oder mehr Zweige sich auflöst, von denen je einer in der halben Länge der Faserbündel der gesonderten und in der Längsrichtung des Armes hintereinander gelegenen Muskelabschnitte eintritt und sich in der Richtung der Faserung des Muskels verästelt.

Lewis liefert für den *M. latissimus* und *serratus anticus major* den Nachweis, dass beide gegen den Rumpf hin, also entsprechend ihrer intramuskulären Nervenversorgung, auswachsen.

Bestätigt wird auch die Verlagerung der *M. interossei dorsales* von der Vola auf das Dorsum manus.

Wie Bardeen von der Entwicklung der Muskulatur der Leibeswand berichtet, erreichen die Myotome schon einen hohen Entwicklungsgrad, bevor die Nerven aus dem Rückenmark und den Spinalganglien auszuwachsen beginnen. In die Muskeln wachsen Zweige der Nerven erst um die Zeit hinein, wenn das vaskularisierte Mesenchym in die Myotome eindringt und die Muskulatur die definitive Gestalt anzunehmen beginnt.

Vom *M. rectus abdominis* giebt Bardeen eine genauere Beschreibung wie sich Muskel und Nerv in Verbindung setzen. Die meisten motorischen Zweige eines Rückenmarksnerven dringen distal zu den Inskriptionen in die Muskelmasse ein; sind also wirklich segmentale Nerven, da die Muskeln von dem zum Nerven gehörigen Myotom abstammen. Andere Nervenzweige dringen aber von der entgegengesetzten Seite ein, sodass dieselbe Muskelmasse auch von dem segmentalen Nerv des vorhergehenden Myotoms versorgt wird. Bardeen sah diese Verteilung der Nerven schon bei 12 mm langen Schweinsembryonen und erklärt die Erscheinung, auf die Henle, v. Kupffer, Mays und ich schon beim Erwachsenen hingewiesen haben, durch das freie Auswachsen der Nerven, deren Richtung durch den geringsten Widerstand bedingt werde. Ob

das Prinzip des geringsten Widerstandes freilich ein ausreichender Grund sei, mag dahingestellt bleiben; wir wissen darüber nichts.

Das System der Muskulatur erhält die bleibende Form zur Zeit, wenn die Embryonen von 13 mm zu etwa 30 mm Länge heranwachsen. Nach der ersten Anlage können die Muskeln ihre Gestalt und Lage noch verändern, indem sie wandern wie das Zwerchfell, sich ausdehnen wie der *M. latissimus dorsi* oder durch Anbildung und Abspaltung neuer Muskeln sich verdoppeln oder vervielfachen, wie dies für die Entstehung des *M. intercostalis internus* gelte, dessen Nerven anfangs innen liegen und erst später durch Anbildung neuer Muskelmassen und Schwund der ursprünglichen nach aussen verlagert werden.

Beim Schwein kommt in den Myotomen nach Bardeen ein, von dem bekannten abweichender Entwicklungsablauf vor. Die äussere epitheliale Platte der Myotome wird hier ebenfalls in Muskelfasern verwandelt und liefert kein Material für das Cutisgewebe. Als Beweis für diese Deutung wird angeführt, dass eine deutliche Membran von den basalen Zellen der Myotome ausgeschieden werde und erhalten bleibe, bis das Mesenchym zwischen die Myotome und das Ektoderm eingewandert sei.

Ein Urteil über die Vorgänge an Schweinsembryonen steht mir nicht zu; wenn man aber bedenkt, dass das Myotom doch von keinem Autor als eine geschlossene Einheit aufgefasst wird, so werden die Abweichungen in dem Geschehen bei den verschiedenen Tiergruppen doch etwas verständlicher. Schon die Einteilung in Myotom, Dermatom und Sklerotom zeigt, dass aus dem Cölomdivertikel Gewebe der animalen und vegetativen Gruppe hervorgehen können. Beim Huhn, das ich aus eigener Anschauung kenne, liefert der Urwirbel das skeletogene Material der Wirbelsäule, die Rumpfmuskulatur und sicher auch Bestandteile der Cutis, sowie der Extremitäten. An Embryonen vom zweiten und dritten Tage kann man dies deutlich verfolgen und bis zum vierten Tage auch die Regeneration der Muskellamelle des Urwirbels von den Kanten aus, nachdem die hier gelegenen Zellen die Sklerotome abgestossen hatten; nachher biegt sich die regenerationsfähige dorsale Kante anstatt nach innen, gerade nach aussen um, wenn die äussere Platte der Myotome die Zellen für die Cutis abgibt. Es wird also von den Kanten der Myotome je nach Bedürfnis sowohl die innere wie die äussere Lamelle der Myotome regeneriert und von den Urwirbeln sowohl Muskelsubstanz als Bindegewebe geliefert. Wenn dies nach Bardeen für das Schwein nicht zutrifft, so kommt hier ein Teil der Bindesubstanzen und Muskeln von dem Mesenchym und der Somatopleura, ein anderer aber jeden-

falls nach Bardeens Darstellung als Sklerotom von dem Urwirbel. Es giebt also Verschiedenheiten in dem Modus der Entwicklung; bald liefert das Cölom im Urwirbel das Gesamtmaterial, bald wird es durch Nachwuchs vom Mutterboden, den Wandungen des Cöloms, her ergänzt.

Der auch von Bardeen gelieferte Nachweis, dass während der embryonalen Periode nicht allein neue Muskelmassen entstehen und sich entweder einem vorhandenen Muskel angliedern, oder als neues Muskelindividuum abspalten, sondern dass auch schon fertig gestellte Teile eines Muskels oder ganze Muskeln wieder schwinden und vergehen, muss selbstverständlich eine Bedeutung für die Zuverlässigkeit der Schlüsse aus den Verhältnissen bei fertigen Formen auf das embryonale Geschehen gewinnen.

Bardeen schliesst sich meiner Auffassung von der Bedeutung des Nervenverlaufs für die Beurteilung der embryonalen Entwicklung eines Muskels an, indem er darauf hinweist: „dass in den Muskeln der Erwachsenen die Eintrittsstelle des Nerven im allgemeinen (oder wenn ich mir bei der Übersetzung des Ausdruckes „in a general way“ einige Freiheit erlauben darf „im Prinzip“) die relative Lage angiebt, von wo aus der Rest des Muskels während der embryonalen Entwicklung sich ausdehnte, während die im Muskel gelegene Nervenverzweigung die Wachstumsrichtung angibt“. (pag. 389).

W. v. Gössnitz¹⁾ konnte gleich Eisler²⁾ motorische Zweige der Interkostalnerven zum Zwerchfell nicht auffinden, wohl aber sensible, die zum Pleuraüberzug des Zwerchfells gelangten. Die Frage nach der Abstammung des Zwerchfellmuskels ist, wie man sich erinnern wird, zur Zeit noch kontrovers; es muss daher jeder Beitrag zur Lösung der noch vorhandenen Schwierigkeiten von Wichtigkeit sein. Der v. Gössnitzsche Befund würde der Annahme günstig sein, dass der Zwerchfellmuskel unabhängig von der Bildung der Scheidewand zwischen Brust- und Bauchhöhle im Bereich des Plexus brachialis angelegt werde und erst sekundär in diese Scheidewand und in die Bauchhöhle und zum Sternum, sowie zu den Rippen hinwandere. Vielleicht lässt sich aber, wie es bei der Entwicklung der Gliedmassen der höheren Wirbeltiere der Fall ist, der Zwerchfellmuskel auf seine Abstammung nicht mit Sicherheit zurückführen: es wäre aber auch möglich, dass mit verbesserten Methoden auf entwicklungsgeschichtlichem Wege die Homologie³⁾ des bei den Batrachiern zu den Eingeweiden ziehenden und vom

¹⁾ Denkschriften d. med. nat. Ges. zu Jena. Bd. 7, 1901.

²⁾ Die Homologie der Extremitäten. Abhandl. der naturforsch. Ges. zu Halle. Bd. 19, 1895.

³⁾ Arch. f. mikroskop. Anatomie. Bd. 47. pag. 434. 1896.

Plexus brachialis innervierten oralen Endes des M. transversus abdominis mit dem Zwerchfell der Säuger, oder wenigstens einem Teile desselben nachgewiesen würde.

Corning hat, wie Allis¹⁾ wenige Jahre zuvor, vergleichende Untersuchungen und Betrachtungen über die fertigen Augenmuskeln der Wirbeltiere angestellt und dabei auch die Angaben älterer Autoren geprüft. Das Ergebnis der Untersuchung besteht in der Erkenntnis, dass die Innervationsverhältnisse der Augenmuskeln bei den verschiedenen Tieren verschieden sind; ja, dass sogar wie Fürbringer²⁾ für *Petromyzon* beschrieben und Corning bestätigt hat, der M. rectus inferior und der M. rectus lateralis gleichzeitig vom N. abducens innerviert werden können. Mit Bezug auf dieses scheinbar paradoxe Verhalten, dem sich das andere anschliesst, dass bald gleichsinnig gelagerte Muskeln auf der Innenseite, bald auf der Aussenseite vom Nerven erreicht werden, bin ich der Ansicht, dass, wie ich schon früher betonte, aus der Lage von Muskeln keine Homologie erschlossen werden könne. Nach unseren jetzigen Kenntnissen ist die einfachste Erklärung der scheinbar abnormen Innervation bei *Petromyzon* die folgende. Die drei getrennten Nerven- und Muskelgebiete des Auges bleiben durch die Tierreihe hindurch gesondert. Jede Anlage ist imstande mehrere Muskeln zu erzeugen, die einander ergänzen oder vertreten. Die Innervation weist den Muskel bei erwachsenen Tieren einer bestimmten Gruppe zu, was selbstverständlich durch die Entwicklungsgeschichte des Auges und seiner Nebennapparate bei der betreffenden Species zu kontrollieren ist.

Die auffällige Erscheinung der abnormen Innervation bei *Petromyzon* kann erst dann ihrer wahren Natur nach gewürdigt werden, wenn folgende Punkte erledigt sind. Zuvor muss durch eine zuverlässige Methode die Vermutung, welche auch Corning ausgesprochen hat, geprüft werden, ob nicht etwa Fasern des N. oculomotorius der Bahn des abducens beigemischt seien und auf diese Weise zum M. rectus inferior gelangten. Ähnliches ist seit Henle von den Innervationsverhältnissen des M. triceps brachii beim Menschen bekannt. In der Anatomie des Menschen bildet Henle in Fig. 272 ein Präparat ab, wo aus dem N. radialis Fasern in den N. ulnaris übertreten, und von diesem dann Muskeläste zum caput mediale des M. triceps brachii hinziehen. Einen ähnlichen Fall habe ich nach meinen Aufzeichnungen im Jahre 1892 beobachtet, ohne freilich imstande zu sein, die Muskeläste des Tricepskopfes auf die Anastomose zwischen N. radialis und ulnaris

¹⁾ Journal of Morphology. Vol. XII. 1898.

²⁾ Jenaische Zeitschrift f. Naturwissensch. Bd. IX. 1875.

zurückzuführen. Das ist zwar wahrscheinlich, müsste aber dennoch genau nachgewiesen werden, was natürlich an der Leiche heutzutage noch mit grossen Schwierigkeiten verknüpft ist. Völlig einwandfrei wäre der Nachweis der Versorgung des *M. triceps* aus Fasern des *N. ulnaris* durch das Tierexperiment zu lösen; auch dieses würde wegen der Seltenheit des Vorkommens seine Schwierigkeit haben. Es ist aber bekannt genug, dass die Nervenfasern, um zu einem gegebenen Punkt der Peripherie zu gelangen, nicht immer denselben Weg einschlagen.

Sodann läge für die Innervation des *M. rectus inferior* durch den *N. abducens* bei *Petromyzon* noch folgende Überlegung nahe. Die drei gesonderten Nervengebiete der Muskeln des Augapfels versorgen allgemein eine verschieden grosse Zahl von Einzelmuskeln und zwar so, dass bei den einzelnen Geschöpfen jede der drei Gruppen in eine verschieden grosse Zahl von Muskeln zerlegt werden kann. Wenn auch der *N. trochlearis* bei niederen Wirbeltieren gleich dem *N. abducens* für gewöhnlich nur je einen Muskel des Augapfels innerviert, so können doch, wie die vergleichende Anatomie lehrt, auch ihre Versorgungsgebiete in einzelne Muskeln zerlegt werden. Vom *N. trochlearis* werden, wie Göppert gefunden hat, bei *Echidna* zwei *Mm. obliquus superior* innerviert. Auch beim Menschen kommt gelegentlich im Gebiet des *M. trochlearis* ein überzähliger Muskel vor. Der *N. abducens* versorgt von den Amphibien aufwärts mehr als einen Muskel; wenn beim Menschen nur der *M. rectus lateralis* in seiner *Domaine* übrig bleibt, so kommen doch, wie ich und Rex gezeigt haben, überzählige Muskeln, die vom *N. abducens* innerviert werden, vor. Somit treten am Augapfel der einzelnen Wirbeltierklassen neue Muskeln auf, während alte verschwinden, und es wäre denkbar, dass der *M. rectus inferior* bei *Petromyzon* mit dem *M. rectus lateralis* gleichen Ursprung habe, und nur nach unten hin verlagert sei, während aus der zum *Oculomotorius* gehörigen Muskelanlage kein *M. rectus inferior* abgespalten worden wäre. Diese Annahme kann selbstverständlich nur an embryologischem Material bestätigt oder widerlegt werden.

Ebenso verhält es sich mit einer letzten Möglichkeit, die auch am embryologischen Objekt geprüft werden müsste. Nachdem es sich gezeigt hat, dass der *N. oculomotorius* sich mit dem *Sphincter pupillae* verbindet, der nicht von einer Kopfhöhle noch vom Mesenchym, sondern von der Augenblase abstammt, so wäre es immerhin denkbar, dass dieselbe Anlage des *M. rectus inferior oculi*, die bei den übrigen Tieren in den Bereich des *N. oculomotorius* gehört, bei *Petromyzon* vom *N. abducens* innerviert werde. Die Lösung dieses Problems wäre für die

Grundanschauung über die Verbindung von Nerv und Muskel von der grössten Bedeutung. Wir können jetzt noch nicht entscheiden, welche Möglichkeit die wahrscheinlichere sei; nur die Gewinnung der hierher gehörigen anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen ist dazu imstande.

Wir würden nur in dem Falle den *M. rectus inferior* von *Petromyzon* dem gleichnamigen Muskel der übrigen Wirbeltiere homolog setzen können, wenn er aus derselben Anlage wie diese hervorgegangen wäre, oder zum mindesten, dann freilich auf Umwegen, vom *N. oculomotorius* innerviert würde. —

Sollte es sich dagegen herausstellen, dass der *M. rectus inferior* bei *Petromyzon* wirklich in das Abducensgebiet gehöre, so wäre dadurch der Nachweis erbracht, dass antagonistische Muskeln oder Muskelgruppen durch einfache Verlagerung ihrer Angriffspunkte zu Synergisten umgewandelt werden können; dass es also für die Leistung eines Muskels viel weniger auf die Lage der innervierenden Ganglienzellen im Rückenmark oder der einzelnen Kernen der Kopfnerven ankäme, als auf die Lagerung seiner Endsehne.

Dass wirklich homologe Muskeln verschiedene Arbeit verrichten ist längst bekannt. Dies lässt sich am einfachsten an den Veränderungen erkennen, die der *M. obliquus superior oculi* erleidet. Der Muskel ist solange ein Heber des Augapfels, als seine Sehne im Bereich der vorderen Halbkugel sich festsetzt; er wird beim Menschen ein Senker des Augapfels durch die Verlagerung seiner bulbären Sehne auf die hintere Halbkugel des Auges. Weder die Verschiedenheit der extramuskulären noch der intramuskulären Strecke, noch die Verschiedenheit des Nervenintritts auf der äusseren oder inneren Seite des Muskels, noch die Länge oder die Kürze des Muskelbauches selbst ändern an der Wirkung das geringste.

Somit kann, unbekümmert um die Nerven und den Muskelapparat im eigentlichen Sinne, durch mechanische Änderung des passiven Bewegungsapparates die Wirkung eines Muskels in das Gegenteil verwandelt werden: eine Erfahrung, die für die plastische oder orthopädische Chirurgie gewiss von hoher Bedeutung sein muss.

Von Allis ist darauf aufmerksam gemacht worden, dass die Nerven bald von der Aussenseite, bald von der Innenseite an die Augenmuskeln bei verschiedenen Tieren herantreten. Da das centrale Nervensystem axial zu den Teilen gelegen ist, die, wie in erster Linie die Myotome, Muskeln liefern, so ist es das naturgemässeste, dass die auswachsenden Nervenfasern die jungen Muskelanlagen von innen her er-

reichen. Beim Auge können aber sehr wohl Verlagerungen die Eintrittsfläche der Nerven scheinbar umdrehen, worauf Corning mit Recht aufmerksam gemacht hat. Ebenso müsste die Abspaltung neuer Muskelindividuen aus einer einheitlichen Anlage die primäre Eintrittsfläche in die entgegengesetzte umwandeln können, wie dies an den Bauchmuskeln sich zeigt. Man kann somit die Ergebnisse an fertigen Formen nicht ohne das embryologische Material durchforscht zu haben, zu bindenden Schlüssen verwerten.

Die Abhandlungen Szilis und Herzogs können hier nur soweit angeführt werden, als sie für den Menschen (Szili und Herzog) und eine grosse Zahl von Wirbeltieren (Herzog) die Abstammung der Iris-muskeln von dem Epithel der Augenblase bestätigen. Eine erschöpfende Darstellung der Ergebnisse ihrer Abhandlungen findet bei der Besprechung der Anatomie des Auges den gebührenden Platz.

VI.

Neue Beiträge zur Morphologie der Zelle.

Von

Emil Holmgren, Stockholm.

Litteratur:

(Die mit * bezeichneten Arbeiten waren mir nicht zur Verfügung; und die Arbeiten, die seit Anfang August d. J. mir bekannt geworden sind, habe ich nicht mitnehmen können.)

1. Adamkiewicz, A., Der Blutkreislauf der Ganglienzelle. Hirschwald, Berlin 1886.
2. Derselbe, Die Grosshirnrinde als Organ der Seele. Grenzfragen des Nerven- und Seelenlebens. Bergmann, Wiesbaden 1902.
3. Bethe, A., Einige Bemerkungen über die „intracellulären Kanälchen“ der Spinalganglienzellen und die Frage der Ganglienzellenfunktion. Anat. Anzeiger. Bd. 17. Nr. 16/17. 1900.
4. Bochenek, A., Contribution à l'étude du système nerveux des Gastropodes (*Helix pomatia*). Le Nevraze. Vol. 3. fasc. 1. 1901.
5. Derselbe, O Budowie komórki nerwowej ślimaka *Helix pomatia*. W. Krakowie 1901.
6. Derselbe, L'anatomie fine de la cellule nerveuse de *Helix pomatia* Lin. Compt. rend. de l'assoc. des anatomistes. 3. Session. Lyon 1901.
7. Browicz, T., Intracelluläre Gallenkanälchen und ihr Verhältnis zu den Kupfferschen Sekretionsvakuolen und gewissen Formen pathologischer Vakuolisierung der Leberzelle. Anz. d. Akad. d. Wiss. Krakau. März 1897.
8. Derselbe, Über den Bau der Leberzelle. Anz. d. Akad. d. Wiss. Krakau. Mai 1897.
9. Derselbe, Wie und in welcher Form wird den Leberzellen Hämoglobin zugeführt? Anz. d. Akad. d. Wiss. Krakau. Juni 1897.
10. Derselbe, Das mikroskopische Bild der Leberzelle. Anz. d. Akad. d. Wiss. Krakau. Nov. 1898.
11. Derselbe, Ernährungswege in der Leberzelle. Anz. d. Akad. d. Wiss. Krakau. Juli 1899.
12. Derselbe, Pathogenese des Icterus. Wiener klin. Wochenschrift 1901.
13. Derselbe, Bau der intracellulären Gallengänge und ihr Verhältnis zu den Blutkapillaren. Anz. d. Akad. d. Wiss. Krakau. Jan. 1900.
14. Derselbe, Haben die intercellulären Gallengänge eigene Wandungen? Anz. d. Akad. d. Wiss. Krakau. Nov. 1900.

15. Browicz, T., Meine Ansichten über den Bau der Leberzelle. *Virchows Arch.* Bd. 168. 1902.
16. *Donaggio, A., I canalicoli del citoplasma nervoso ed il loro rapporto con uno spazio perinucleare. *Riv. sperim. di Frenitaria.* Vol. 26. fasc. 1. pag. 188.
17. Fragnito, O., Lo sviluppo della cellula nervosa, e i canalicoli del Holmgren. *Ann. di Nevrologia.* Anno 18. fasc. 6. 1900.
18. Fritsch, G., Über einige bemerkenswerte Elemente des Centralnervensystems von *Lophius piscatorius* Lin. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 27. 1886.
19. Fuchs, H., Über das Epithel im Nebenhoden der Maus. *Anat. Hefte.* Bd. 19. H. 2. 1902.
20. Fürst, C. M., Ringe, Ringreihen, Fäden und Knäuel in den Kopf- und Spinalganglienzellen bei Lachse. *Anat. Hefte.* Bd. 19. H. 2. 1902.
21. Golgi, C., Intorno alla struttura delle cellule nervose. *Boll. Soc. med. chir. Pavia.* Nr. 1. 1898.
22. Derselbe, Appunti intorno alla struttura delle cellule nervose. *Rend. R. Ist. Lomb. Sc. Lett. S. 2.* Vol. 31. f. 13. 1898. — *Gaz. med. lomb.* anno 57. Nr. 30. 1898.
23. Derselbe, Sulla struttura delle cellule nervose dei gangli spinali. *Boll. Soc. med. chir. Pavia.* Nr. 2. 1898. — *Arch. ital. de biologie* 1898.
24. Derselbe, Di nuovo sulla struttura delle cellule nervose dei gangli spinali. *Boll. Soc. med. chir. Pavia* 1899. — *Arch. ital. de biologie* 1899.
25. Derselbe, Sur la structure des cellules nerveuses de la moëlle épinière. *Cinquant. de la Soc. de biol. de Paris* 1899.
26. Derselbe, Intorno alla struttura delle cellule nervose della corteccia cerebrale. *Verh. d. anat. Ges.* 1900. *Anat. Anz.*
27. Derselbe, Über die feinere Struktur der Zellen mancher Drüsen bei den Säugetieren. *Verh. d. anat. Ges.* 1900. *Anat. Anz.*
28. Derselbe, Demonstration von Präparaten. *Verh. d. anat. Ges.* 1901. *Anat. Anz.*
29. Heidenhain, M., Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserförmigen Differenzierungen. *Anat. Anz.* Bd. 16. Nr. 5/6. 1899.
30. Hofmeister, Fr., Die chemische Organisation der Zelle. *Vortrag.* Braunschweig. Vieweg & Sohn. 1901.
31. Holmgren, E., Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen von *Lophius piscatorius* Lin. *Anat. Hefte.* Bd. 12. H. 1. 1899.
32. Derselbe, Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen des Kaninchens und des Frosches. *Anat. Anz.* Bd. 16. Nr. 7. 1899.
33. Derselbe, Weitere Mitteilungen über den Bau der Nervenzellen. *Anat. Anz.* Bd. 16. Nr. 15/16. 1899.
34. Derselbe, Noch weitere Mitteilungen über den Bau der Nervenzellen verschiedener Tiere. *Anat. Anz.* Bd. 17. Nr. 6/7. 1900.
35. Derselbe, Studien in der feineren Anatomie der Nervenzellen. *Anat. Hefte.* Bd. 15. H. 1. 1900.
36. Derselbe, Weitere Mitteilungen über die „Saftkanälchen“ der Nervenzellen. *Anat. Anz.* Bd. 18. Nr. 11/12. 1900.
37. Derselbe, Von den Ovocysten der Katze. *Anat. Anz.* Bd. 18. Nr. 2/3. 1900.
38. Derselbe, Beiträge zur Morphologie der Zelle. I. Nervenzellen. *Anat. Hefte.* Bd. 18. H. 2. 1901.
39. Derselbe, Einige Worte über das „Trophospongium“ verschiedener Zellarten. *Anat. Anz.* Bd. 20. Nr. 18. 1902.
40. Derselbe, Weiteres über das „Trophospongium“ der Nervenzellen und der Drüsenzellen des Salamander-Pankreas. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 60. 1902.
41. Derselbe, Über die „Trophospongien“ der Darmepithelzellen nebst einer Bemerkung

- in betreff einer von Prof. Browicz neulich publizierten Abhandlung über die Leberzellen. *Anat. Anz.* Bd. 21. Nr. 16/17. 1902.
- 42a. Holmgren, E., Über die „Saftkanälchen“ der Leberzellen und der Epithelzellen der Nebenniere. *Anat. Anz.* Bd. 22. Nr. 1. 1902.
- 42b. Derselbe, Über die „Trophospongien“ der Nebenhodenzellen und der Lebergangzellen von *Helix pomatia*. *Anat. Anz.* Bd. 22. Nr. 4/5 1902.
43. Kolster, R., Studien über das centrale Nervensystem I. *Acta Soc. Scient. Fennic.* T. 29. Nr. 2. 1900.
44. Krontahl, P., Von der Nervenzelle und der Zelle im allgemeinen. Jena. Fischer 1902.
45. Koelliker, A., Kurzer Bericht über den anatomischen Kongress zu Pavia 1900. *Verh. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg.* N. F. Bd. 34. 1900.
46. Lugaro, E., Sulla pathologia delle cellule dei gangli sensitivi. *Riv. di pat. nerv. e ment.* V. 1900.
47. Nansen, Fr., The Structure and Combination of the Histological Elements of the Central Nervous System. Bergens Museums Aarsberetning 1886.
48. Derselbe, Die Nerven Elemente, ihre Struktur und Verbindung im Centralnervensystem. *Anat. Anz.* 1888.
49. Negri, A., Di una fina particolarità di struttura delle cellule di alcune ghiandole dei mammiferi. *Boll. Soc. med.-chir. di Pavia.* Nr. 1. 1900.
50. Nelis, Ch., Un nouveau détail de structure du protoplasme des cellules nerveuses (état spirémateux du protoplasme). *Bull. de l'Acad. R. de Belgique.* T. 37. 1899.
51. Derselbe, Étude sur l'anatomie et la physiologie pathologiques de la rage. *Arch. de Biol.* T. 16. 1900.
52. *Pensa, Observations sur le structure des cellules cartilagineuses. *Compt. rend. de l'Assoc. des Anatom.* Sess. 3. Lyon 1901.
53. Prenant, A., La notion cellulaire et les cellules trachéales. *Comm. f. à la Soc. des scienc. de Nancy.* 1900.
54. Pognat, Ch. A., La biologie de la cellule nerveuse. *Bibliographie anatom.* 1901.
55. Ramon y Cajal, S., Textura del sistema nervioso del hombre y de los vertebrados. Madrid. Nicolás Moya. 1901.
56. Retzius, G., Weiteres zur Frage von den freien Nervenendigungen und anderen Strukturverhältnissen in den Spinalganglien. *Biolog. Untersuch.* N. F. T. IX. 1900.
57. Derselbe, Über Kanälchenbildungen in den Riesenzellen des Knochenmarkes. *Anat. Anz.* *Verh. d. anat. Ges.* 1901.
58. Rohde, E., Ganglienzelle und Neuroglia. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 42. 1893.
59. Derselbe, Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Hirudineen. *Zool. Beiträge.* Bd. 3. H. 1. 1891.
60. Derselbe, Ganglienzelle, Achsencylinder, Punksubstanz und Neuroglia. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 45. 1895.
61. Derselbe, Die Ganglienzelle. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 64. 1898.
62. Sjöbring, N., Über das Formol als Fixierungsflüssigkeit. *Anat. Anz.* Bd. 17. Nr. 16/17. 1900.
63. Sjövall, E., Über die Spinalganglienzellen des Igels. *Anat. Hefte.* Bd. 18. H. 1. 1901.
64. Smirnow, A., Einige Beobachtungen über den Bau der Spinalganglienzellen bei einem viermonatlichen menschlichen Embryo. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 59. H. 3. 1901.
65. *Souckhanoff, S., Réseau endocellulaire de Golgi dans les éléments nerveux des ganglions spinaux. *Rev. neurologique.* Nr. 24. 1901.
66. Studnicka, F. K., Über das Vorkommen von Kanälchen und Alveolen im Körper der Ganglienzellen und in dem Achsencylinder einiger Nervenfasern der Wirbeltiere. *Anat. Anz.* Bd. 16. Nr. 15/16. 1899.

67. Studnička, F. K., Beiträge zur Kenntnis der Ganglienzellen. Sitzungsbericht d. k. böhm. Ges. d. Wiss. Prag, Mai 1900.
68. Veratti, E., Über die feinere Struktur der Ganglienzellen des Sympathicus. Anat. Anz. Bd. 15 Nr. 11/12. 1898.
69. Derselbe, Su alcune particolarità di struttura dei centri acustici nei mammiferi. R. Ist. Lomb. di Scienze e Lettere. 1900.
70. Derselbe, Ricerche sulla fine struttura della fibra muscolare striata. R. Ist. Lomb. di Scienze e Lettere. Vol. 19. Fasc. 6. 1902.
71. Weidenreich, Fr., Über Blutlymphdrüsen. Anat. Anz. Bd. 20. Nr. 8/9. 1901.

Inhalt.

	pag.
Vorbemerkungen	277
A. Der Golgische „Apparato reticolare interno“	278
1. Nervenzellen	278
2. Drüsenzellen von Pankreas, Parotis, Thyroidea und Epithelzellen des Nebenhodens und der Follikel des Eierstocks	285
3. Knorpelzellen	286
4. Muskelzellen	286
B. Die sog. Holmgrenschen „Saftkanälchen“ und „Trophospongien“	287
1. Nervenzellen	287
2. Drüsenzellen von Pankreas	310
3. Darmepithelzellen	311
4. Epithelzellen des Nebenhodens	312
5. Leberzellen	314
6. Epithelzellen der Nebenniere	319
7. Riesenzellen des Knochenmarkes und Deciduaellen	320
8. Ovocyten	323
Haben die bisherigen Erfahrungen über die Golgi-Netze und die Holmgrenschen „Saftkanälchen“ und „Trophospongien“ einige Anhaltspunkte für die Auffassung liefern können, dass diese Bildungen in je einiger Weise zusammengehören?	323
Die in Frage gesetzte Ähnlichkeit der Golgischen Netze (und der „Saftkanälchen“) mit binnenzelligen Sekretkapillaren	328
Schlussbemerkungen	328

Vorbemerkungen.

In den letzten Jahren sind wichtige, weit tragende Entdeckungen auf dem Gebiete der Zellenlehre gemacht worden, unter denen in diesem Aufsätze die folgenden eine nähere Erwähnung finden sollen, nämlich:

der Golgische „Apparato reticolare interno“ und die Holmgrenschen „Saftkanälchen“ und „Trophospongien“, welche Entdeckungen zunächst an den Nervenzellen gemacht worden sind. Die nachfolgenden Studien in betreff dieser Bildungen scheinen indessen dafür zu sprechen, dass diese Befunde für sehr zahlreiche verschiedene Zellarten Gültigkeit haben sollen. — Desgleichen wären die Bendaschen „Mitochondrien“ und „Chondromiten“ zu gedenken.

Inwieweit diese verschiedenen Befunde einander mehr oder weniger genau decken können, oder ob sie als ganz eigenartige binnenzellige Strukturen anzusehen sind, darüber vermögen wir gegenwärtig nichts absolut Sicheres zu sagen. Nur soviel scheint mir ausser jedem Zweifel zu stehen, dass die „Saftkanälchen“ aus den „Trophospongien“ hervorgehen. Desgleichen scheint mir viel dafür zu sprechen, dass der Golgische „Apparato reticolare interno“ den genannten „Saftkanälchen“ entsprechen mag. — Hinsichtlich der Bendaschen „Mitochondrien“ und „Chondromiten“ und verwandter Bildungen sind auch Vermutungen (von Holmgren — 38 — u. A.) ausgesprochen worden, dass sie in etwaiger Weise mit den anderen hier genannten Strukturen zusammenhängen könnten. Gegenwärtig liegen indessen nur sehr wenige beachtungswerte Anhaltspunkte einer solchen Auffassung vor. Deshalb werden in diesem Berichte die Bendaschen Entdeckungen und nahestehende Beobachtungen anderer Forscher keine Berücksichtigung finden.

A. Der Golgische „Apparato reticolare interno“.

1. Nervenzellen.

In den Jahren 1898—1900 wurden von Golgi eigentümliche, durch eine kleine Modifikation seiner Chromsilbermethode darstellbare intracelluläre Netzwerke bei den Nervenzellen beschrieben, deren eigentliche Natur ihm rätselhaft geblieben ist. — In den zuerst erschienenen Publikationen über diesen Gegenstand (21, 22) wurden von Golgi centrale Nervenzellen (die Purkinjeschen Zellen) demonstriert. Zwischen den fraglichen Netzen und der Oberfläche der Nervenzelle findet er immer eine von den schwarz- oder braun-gefärbten intracellulären Bildungen durchaus freie Zone des Zellkörpers. Das Netzwerk (der „Apparato reticolare interno“) ist von feinen Fäden zusammengesetzt, die mehr oder weniger gesondert verlaufen, sich teilen, um sich durch die Zweige miteinander zu einem

Netzwerke direkt zu verbinden. Nach aussen ist das Netz scharf und distinkt abgegrenzt, gegen den Kern hin dagegen gehen die Fäden verschieden weit. Hier und da finden die Fäden ihre Endigung in einer kleinen Anschwellung; an anderen Stellen wieder zeigen sie Knotenpunkte, aus denen sehr zarte Fäden ausgehen, die sich mit anderen ähnlich entstandenen Fäden verbinden, wodurch eine Netzstruktur zustande kommt. Je nach der Form der Nervenzelle hat auch das endocelluläre Netzwerk ein gewissermassen verschiedenes Aussehen.

In demselben Jahre (1898) wurden von Golgi (23) auch die spinalen Nervenzellen hinsichtlich dieser Chromsilberbilder näher studiert. Er untersuchte Spinalganglien von Rind, Kaninchen, Hund, Katze und besonders von neugeborener Katze. Es gelang Golgi auch an diesen Nervenzellen ein ähnliches schwarzes Netzwerk nachzuweisen, das immer die periphere Zone des Zellkörpers durchaus frei lässt. Die centralen Teile des Netzes können hier und da bis an den Kern heranreichen, dringen jedoch niemals in denselben hinein. Sehr bemerkenswert ist die Ungleichmässigkeit der einzelnen Fäden des Netzes. Bald scheinen sie von gleichmässiger Dicke zu sein, bald mit Erweiterungen und Verengerungen versehen. Desgleichen ist der Nachweis von Bedeutung, dass der Apparat bei jungen Tieren relativ einfacher gebaut ist, während er mit dem fortschreitenden Alter an Verbindungen und sehr feinen Zweigen immer reicher wird, wodurch der grösste Teil der Zellsubstanz (mit Ausnahme jedoch für das Exoplasma) durch den Apparat aufgenommen wird.

In dem folgenden Jahre (1899) konnte Golgi (24) zu seinen früheren Schilderungen neue interessante Daten zufügen. Er untersuchte das fragile Netzwerk an spinalen Nervenzellen teils älterer, teils fötaler, neugeborener und einige Jahre alter Tiere. Bei fötalen Kälbern (2 und 3 Monate) findet er, dass der Apparat excentrisch, an dem einen Pol des ebenfalls excentrisch verschobenen Kernes der Nervenzelle auftritt und sehr einfach aufgebaut erscheint. Anstatt ein ausgesprochenes Netzwerk darzustellen, bildet der Apparat eher einen kurzen Faden, der kurze Ausläufer in verschiedenen Richtungen aussendet. Golgi konnte indessen während dieser Entwicklungsstadien nur ausnahmsweise den Apparat durch seine Methode zur Anschauung bringen. Viel leichter gelang es ihm an späteren fötalen Stadien das Netzwerk herzustellen. Der Apparat nimmt dabei noch gern eine excentrische Lage innerhalb der Nervenzelle ein, aber er ist jedoch ganz distinkt als ein ausge-

sprochenes Netzwerk vorhanden. Bei den neugeborenen Tieren wieder tritt das Netz oft schon rings um den Kern herum auf und lässt sowohl die perinukleäre als die exoplasmatische Zone ganz frei. Bei 5—6 Monate oder ein ganzes Jahr alten Tieren sind die Netzwerke sehr reichlich entwickelt; und bei älteren Tieren endlich findet man an Schnitten, die genau dem Meridian des spinalen Nervenzellkörpers folgen, das ganze Netzwerk in eigentümlichen inselförmigen, konischen Kleinnetzen oder Körben zerlegt, die durch einzelne Fäden miteinander zusammenhängen.

In derselben Zeit wurden von Golgi (25) nähere Studien über ähnliche Netzwerke auch bei den Nervenzellen des Rückenmarkes (der Katze und des Kühleins) veröffentlicht. Er findet dieselben eine ähnliche intracelluläre Lokalisation einzunehmen, mit einer freien Zone des Zellkörpers zwischen dem Netze und der Oberfläche der Zelle, mit nodösen oder plättchenartigen Verdickungen an den Netzknoten. Indessen findet er, dass das Netz keine so scharfe Abgrenzung nach aussen zeigt, wie bei den spinalen Nervenzellen. Man kann dasselbe bis in die Dendriten verfolgen, wo die Netzzweige immer feiner und einfacher werden, um endlich in kleinen Verdickungen zu enden. In fötalen Stadien werden solche Verlängerungen des Apparates in den Dendriten ganz vermisst, um zuerst bei neugeborenen Tieren deutlich hervorzutreten. Wie bei den spinalen Nervenzellen, findet Golgi auch hinsichtlich der fraglichen centralen Nervenzellen, dass die Netzwerke ein ungleich kompliziertes Aussehen, je nach dem Alter der Tiere, zeigen. — In der betreffenden Abhandlung wird die Frage nach der eigentlichen Natur und der physiologischen Bedeutung des Netzwerkes ziemlich umständlich behandelt. Indessen spricht sich Golgi dabei sehr vorsichtig aus. Er ist jedoch davon ganz überzeugt, dass der Apparat mit den Apäthyschen Neurofibrillen garnichts zu thun habe. Desgleichen bespricht er die von Holmgren entworfene Vermutung, dass der Golgische Apparat mit den von Holmgren entdeckten binnenzelligen „Saftkanälchen“ zu vergleichen wäre. Dabei macht jedoch Golgi eine irrtümliche Meinung geltend, dass nämlich Holmgren der Auffassung sein sollte, dass die von Adamkiewicz (1) durch Injektion von Arteria vertebralis gemachten Befunde von binnenzelligen Blutbahnen mit den von Holmgren entdeckten „Saftkanälchen“ identisch wären. Eine solche Meinung hat Holmgren niemals ausgesprochen. Er hat vielmehr besonders betont, dass diese verschiedenen Befunde nichts

miteinander zu thun haben. Indessen stellt sich Golgi hinsichtlich der vermuteten Identität der „Saftkanälchen“, ebenso hinsichtlich einer möglichen Ähnlichkeit der binnenzelligen Sekretkapillaren gewisser Drüsen mit dem „Apparato reticolare interno“ sehr skeptisch.

Bei der Pavia-Versammlung der Anat. Gesellschaft (1900) wurde wiederum der Netzapparat der Nervenzellen von Golgi besprochen (26). Es war ihm gelungen, denselben auch bei den Nervenzellen der Grosshirnrinde nachzuweisen und zwar in ganz ähnlicher Weise, wie bei den schon bisher beschriebenen Nervenzellen, sowohl in betreff fotaler und neugeborener als ausgewachsener Tiere. — Was die Deutung des Apparates anlangt, so ist sie noch äusserst unsicher. Golgi findet wie früher keine Anhaltspunkte für einen Vergleich desselben entweder mit den Neurofibrillen noch mit den Holmgrenschen „Saftkanälchen.“ Das Netzwerk lässt nach Golgis Erfahrung niemals irgend eine Beziehung zu der Umgebung der Nervenzelle erkennen, was besonders gegen einen Vergleich mit den „Saftkanälchen“ spricht. Nichtsdestoweniger ist Golgi bei diesem Zufall nicht gerade abgeneigt, an einen Vergleich mit den binnenzelligen Sekretkapillaren der Fundusdrüsen zu denken.

Schon im Jahre 1898 wurde von Veratti (68) der Golgische Fadenapparat bei den sympathischen Nervenzellen von Hund und Katze wiedergefunden. Dieser treffliche Schüler von Golgi konnte einen Netzapparat beobachten, der aus etwas sich schlängelnden, häufig untereinander anastomosierenden zarten Fäden aufgebaut war und das Endoplasma, nicht aber das Exoplasma, einnahm. Es war Veratti nicht möglich, zwischen dem Netzwerke und den Zellfortsätzen dieser Nervenzellen irgend welche Beziehung wahrzunehmen.

Veratti konnte desgleichen etwas später (69) das Golgi-Netz bei den Nervenzellen des Nucleus ventralis acustici herstellen. Hier tritt das Netz als vergleichsweise einfacher gebaut hervor und sendet auch keine Ausläufer in die Dendriten hinein.

Übrigens haben die Verattischen Studien, wie der Autor selbst hervorhebt, keine neuen Erscheinungen über die von Golgi gelieferten geoffenbart.

Im Jahre 1899 wurde von Holmgren (33) auf Grund teils eigener gelungenen Darstellung des Golgischen Apparates, teils von Professor Retzius angefertigter Chromsilberpräparate von spinalen Nervenzellen die Meinung vertreten (s. oben!), dass das Golgische

Netzwerk in der That die durch die Chromsilberfärbung geschwärzten „Saftkanälchen“ der Nervenzelle darstellte (was übrigens Holmgren schon vorher in zwei Arbeiten vermutet hatte — 31, 32). Holmgren war um soviel eher zu einer solchen Deutung gekommen, als er mehrere Nervenzellen gesehen hatte, wo der Netzapparat (gegen die Golgischen Angaben) in deutlichster Weise sich durch einfache Zweige bis an die Oberfläche der Nervenzelle heran streckte, was an den direkten Verbindungen der „Saftkanälchen“ nach aussen (s. unten!) erinnerte. Holmgren hebt in seiner fraglichen Arbeit theils diese direkte Verbindung nach aussen, theils die endoplasmatische Lokalisation und das allgemeine Aussehen des Netzwerkes hervor, was alles das Golgische Netzwerk und die Holmgrenschen „Saftkanälchen“ als Gemeinsames haben sollen.

Studnička (66) war der von Holmgren vertretenen Meinung, obwohl, wie es scheint, nicht auf Grund eigener Beobachtungen an Chromsilberpräparaten.

In zahlreichen, die „Saftkanälchen“ und die „Trophospongien“ behandelnden späteren Arbeiten hat Holmgren immer seine ursprüngliche Meinung verfechtet (S. hierüber weiter unten!)

Koelliker (45), der die Golgischen Originalpräparate aus eigener Erfahrung kennt, ist mit Bezug auf die Deutung des Golgischen Netzapparates zu der Meinung gelangt, dass (pag. 10) die „Fadennetze von feinen, wandungslosen Kanälchen herzurühren scheinen, die als Saftbahnen gewissen chemischen Stoffumwandlungen im Innern der Nervenzellen entsprechen“. Koelliker schliesst sich deshalb der von Holmgren zuerst ausgesprochenen Deutung nahe an.

Auch Ramon y Cajal (55) hat den Golgischen Netzapparat hergestellt (an den Purkinjeschen Zellen des Cerebellums). Soweit ich indessen aus der in spanischer Sprache abgefassten Arbeit beurteilen kann, hat Ramon y Cajal keine bestimmte Meinung hinsichtlich des wahren Wesens des Netzwerkes ausgesprochen.

Für unsere Kenntnis des Golgischen Netzwerkes scheinen mir indessen die von Retzius und Smirnow ausgeführten Studien über dasselbe von ganz besonderer Bedeutung zu sein. Diese Autoren haben nämlich in vielfacher Hinsicht neue und wichtige Bilder des Netzwerkes spinaler Nervenzellen erzielen

können, die übrigens für die Wahrscheinlichkeit der von Holmgren ausgesprochenen Deutung des Apparates viel zu sprechen scheinen.

Retzius (56) versuchte die Netze bei den verschiedensten Tieren herzustellen, wie bei den Würmern, Crustaceen, Fischen, Amphibien, Reptilien, Vögeln, Kaninchen und Katzen, aber es gelang ihm nur bei den beiden letztgenannten Tieren dieselben — jedoch in schöner Weise — zu sehen. (Wie früher erwähnt, hatte Golgi selbst die Netze auch bei den centralen Nervenzellen der Vögel gefärbt erhalten.) Die Retziusschen Angaben (von spinalen Nervenzellen) scheinen u. a. in der Hinsicht die von Golgi erzielten Befunde zu bestätigen, dass nämlich der Apparat bei jungen Tieren weniger kompliziert gestaltet ist, als bei älteren. Bei einem 8 tägigen Kaninchen findet nämlich Retzius, dass die Netze meistens von vergleichsweise einfacherer Zusammensetzung sind, während er, wie er hervorhebt, bei der erwachsenen Katze die Netze viel feiner und reichmaschiger beobachtet hat. Wie in mancher Hinsicht ganz anders gestaltet sehen indessen nicht die von Retzius abgezeichneten chromsilbergefärbten Netzwerke aus, als die von Golgi abgebildeten! Während die Netze fast sämtlicher der Golgischen Figuren zierlich und vergleichsweise regelmässig aussehen — sei es, dass die verschiedenen Fäden mit kleinen nodösen oder plättchenähnlichen Verdickungen hier und da ausgestattet sind —, zeichnen sich dagegen die von Retzius gelieferten Abbildungen der Netze durch eine auffallend grosse Variation in der Dicke der einzelnen Netzteile aus: an gewissen Stellen äusserst zart und fein, schwellen sie plötzlich zu grossen Dimensionen an. Desgleichen sieht man hinsichtlich der Retziusschen Abbildungen von der erwachsenen Katze, bei welchem Tiere die Netze — wie Golgi und Retzius übereinstimmend bemerken — vergleichsweise sehr fein und maschenreich sein sollen, teils eine Zelle, wo wirklich das Netz feiner und dichter ist, aber wo nicht alle Netzteile miteinander zusammenhängen, sondern einige als freie Bildungen auftreten, teils zwei Zellen, wo sehr grobe und äusserst einfache Netze nur dicht am Kerne und nicht innerhalb anderer Gebiete des Zellkörpers vorhanden sind. Weiter findet man bei Retzius zwei Abbildungen, wo in deutlichster Weise die Netze durch einfache Ausläufer bis an der Oberfläche der Zelle heranreichen. Golgi selbst hat an einigen Stellen spinale Nervenzellen abgebildet, wo die Netze nicht kontinuierlich sind, sondern in verschiedenen Abteilungen zerstreut hervortreten, und er hat solche Bilder als unvollständige, ungenügende Färbungen gedeutet. Eine solche Erklärung

scheint mir jedoch nicht so ohne weiteres allzu sicher. Wer kann nämlich bei chromsilbergefärbten und zu ihrer eigentlichen Natur noch unbekannten Bildungen behaupten, dass dieses Bild einer vollständigen, jenes Bild einer unvollständigen Färbung entsprechen soll? Wie ungleich entwickelt treten nicht die binnenzelligen Sekretkapillaren der Fundusdrüsen nach Chromsilberfärbung hervor, bald dichte Netze bildend, bald nur aus einigen einfachen, nicht selten ringförmigen Fäden aufgebaut! Nach einer anderen Behandlung, die diese Kapillaren als solche und nicht nur als schwarze Fäden hervortreten lässt, findet man auch ganz dieselbe grosse Variation in der Entwicklung dieser Bildungen — davon ganz abgesehen, dass sie oft vermisst werden; — alles gewiss je nach dem funktionellen Zustande der Drüsenzellen. Ich meine, dass solange man über die wahre Natur der Golgischen Netze der Nervenzellen noch nicht sicher orientiert ist, kann man eine eventuell reichlichere, oder weniger reiche Färbung oder selbst ein vollständiges Ausbleiben der schwarzen Reaktion nicht als eine vollständige, eine unvollständige oder eine ganz misslungene Tinktion bezeichnen. Die Diskontinuität der Chromsilbernetze könnte ebenso gut einer thatsächlichen Diskontinuität der Bildungen entsprechen, die durch die schwarze Reaktion zur Anschauung gebracht worden waren. Meines teils glaube ich, dass so das tatsächliche Verhalten ist, und werde darüber weiter unten (an dem Ende dieses Berichtes) etwas sagen. — Über die eigentliche Natur der Netzwerke drückt sich Retzius etwas vorsichtig aus, hält es indessen für möglich, dass die Golgischen Netze Bruchstücke der Holmgrenschen Saftbahnen ausmachen. Er legt bei diesem Urteil ein besonderes Gewicht darauf, dass es ihm, wie Holmgren, gelungen ist, Verbindungen der Netze nach aussen hin zu sehen.

Smirnow (64) scheint in vielfacher Hinsicht ähnliche Bilder der Golgischen Netze bekommen zu haben, wie Retzius. Die Abbildung die Smirnow geliefert hat und die eine spinale Nervenzelle von einem viermonatlichen menschlichen Embryo wiedergibt, scheint mir ebenso interessant und lehrreich, als die Retziusschen Figuren zu sein. Man findet in der fraglichen Figur teils einzelne, ganz isolierte schwarzgefärbte und grobe Fäden, teils untereinander getrennte netzförmige Verbindungen solcher Fäden. Was desgleichen sehr interessieren muss, ist, dass um einen Kern einer als einer „intrakapsulären Zelle“ zu bezeichneten Zelle ein Zusammenfliessen mehrerer Netzteile

an der Oberfläche der spinalen Nervenzelle in deutlichster Weise zustande kommt.

Die Behauptung Golgis, dass die Golgi-Netze niemals an die Oberfläche der Nervenzelle heranreichen, was für Golgi als ein besonders wichtiger Umstand gegen die vermutliche Identität dieser Netze mit den Holmgrenschen „Saftkanälchen“ gegolten hat, ist deshalb von Holmgren, Retzius und Smirnow als für alle Fälle nicht zutreffend aufgezeigt worden.

Bei einem Vergleich zwischen den Golgischen Chromsilberbildern einerseits und den Retziusschen und Smirnowschen andererseits scheint mir die Auffassung viel für sich zu haben, dass das Golgi-Netz eigentlich unter zwei verschiedenen Formen zu Tage treten kann, nämlich teils als ein zierliches dichtes und feinfädiges Netzwerk, teils als ein mehr oder weniger unvollständiges Netz von sehr unregelmässigen, stellenweise bedeutend verdickten Fäden. Diese Verschiedenheit im Aussehen des Netzes scheint gewiss nicht von dem resp. Entwicklungsstadium abzuhängen. — Diese zwei verschiedenen Typen der Golgi-Netze kann man übrigens in einer grösseren Arbeit von Holmgren (35) — Tafel I/II — wiederfinden. Beide Typen stammen hier von erwachsenen Tieren.

2. Drüsenzellen von Pankreas, Parotis, Thyroidea und Epithelzellen des Nebenhodens und der Follikel des Eierstocks.

Es ist von grossem Interesse, dass es einem tüchtigen Schüler Golgis gelungen ist, durch die Chromsilbermethode bei den oben aufgezählten Zellkategorien schwarz- oder braungefärbte intracelluläre Netzwerke herzustellen, die an den Golgischen „Apparato reticolare interno“ der Nervenzellen sehr erinnern.

Im Jahre 1900 wurde von Negri (49) eine Mitteilung veröffentlicht, worin berichtet wurde, dass er durch die schwarze Reaktion bei den Pankreas- und Parotiszellen der Katze und bei den Thyroideaellen des Hundes in der dem Lumen der Alveole zugekehrten Protoplasmapartie hatte ein besonderes, aus Fäden zusammengesetztes Netzwerk zur Beobachtung bringen können. Die Fäden anastomosieren und sind verschiedenartig in einander verflochten, wodurch ein Netzwerk entsteht, das zwischen Kern und Lumen auftritt. Man kann gleichzeitig mit der Impregnation des Netzes auch jene der

feineren Verzweigungen der Ausführungsgänge der Drüsen bekommen, und es zeigt sich dabei, dass keine sichere direkte Verbindung zwischen diesen letzteren und den intracellulären Netzen zu existieren scheint; — was ja — wie ich die Sache sehe — für eine Analogie dieser Netzwerke mit binnenzelligen Sekretkapillaren nicht besonders viel sprechen könnte.

Wie Golgi auf dem Anatomischen Kongresse zu Pavia berichtete (27), war es desgleichen Negri gelungen, bei den Epithelzellen des Nebenhodens vom Hunde ähnliche Netzwerke ersichtlich zu machen. Sie liegen auch bei diesen Epithelzellen zwischen Kern und Lumen und sind je nach der Gestalt der Zellen bald länglich, bald deutlich dreieckig; an manchen Stellen zeigten sie eine rundliche Form. — Bei demselben Zufall wurde von Golgi über die Gegenwart ähnlicher Netzwerke auch bei den Epithelzellen des Ovariums die Aufmerksamkeit gelenkt.

3. Knorpelzellen.

Bei der Versammlung der Anat. Gesellschaft in Bonn 1901 wurden von Golgi (28) chromsilbergefärbte Hyalinknorpelpräparate demonstriert, die die Gegenwart eines binnenzelligen Netzapparates der Knorpelzellen zeigten. Nach Golgi sollen diese Netze mit den zuerst in den Nervenzellen und nachher in verschiedenen Elementen epithelialer Natur hergestellten analog sein. „Der Apparat setzt sich zusammen aus in Protoplasma der Knorpelzellen sich verästelnden und in einander verflochtenen Fäden, die mittels der schwarzen Reaktion (Golgi) zur Anschauung gebracht werden“ (pag. 205). Die bez. Präparate waren von Golgis Schüler Pensa angefertigt.

Pensa hat selbst (52) über die Knorpelzellen berichtet. Leider habe ich jedoch seine Mitteilung nicht bekommen können.

4. Muskelzellen.

Endlich soll erwähnt werden, dass Veratti (70) in einer sehr umfangreichen und interessanten Abhandlung über eigentümliche, durch die Chromsilbermethode darstellbare intracelluläre Netzwerke bei den quergestreiften Muskelzellen gewisser Mammalien, Vögel, Reptilien, Amphibien, Fische, Crustaceen und Insekten berichtet hat, die mit den schon seit lange her von Ramon y Cajal bei den Insekten ebenfalls durch die schwarze Reaktion erzielten Befunden von intracellulären Netzen viel Gemeinsames zu haben scheinen. Veratti hat

durch die genannte Methode nachweisen können, dass innerhalb der quergestreiften Muskelzellen ein „Apparato reticolare“ existiert, der von untereinander anastomosierenden Fäden aufgebaut ist. Diese Fäden sollen nach dem Autor als eine Spezialisierung des Sarkoplasmas aufgefasst werden. Die Maschen des Netzes umschliessen die kontraktile Teile der Muskelzelle und hängen mit der tiefen Oberfläche des Sarkommas zusammen. Über die zahlreichen Details der Untersuchungen muss ich auf das Original hinweisen. — Veratti deutet indessen eine mögliche Verwandtschaft dieser Netzwerke mit den Golgischen Netzen an; will jedoch bis auf weiteres in dieser Hinsicht nichts Sicheres aussagen.

B. Die sog. Holmgrenschen „Saftkanälchen“ und „Trophospongien“.

1. Nervenzellen.

Die erste Erwähnung der „Saftkanälchen“ spinaler Nervenzellen findet man bei Holmgren (31), in einem Nachtrag seiner Beschreibung der Spinalganglienzellen von *Lophius piscatorius*, worin es indessen nur ganz kurz mitgeteilt wird, dass (pag. 145) „endocellular lokalisierte Netze von Saftkanälchen“ — — „besonders schön bei dem Karpfen“ gesehen worden sind.

Wohl hatte Adamkiewicz schon im Jahre 1886 (1) durch Injektionsversuche durch die Arteria vertebralis die eigentümlichen Ergebnisse erzielen können, dass die Nervenzellen mit ihren eigenen Blutgefässen ausgestattet wären und dass die Kerne dieser Zellen eigentlich venöse Hohlräume darstellen sollten, aber ich kann nicht finden, dass diese Befunde mit den nicht bluttragenden „Saftkanälchen“ etwas zu thun haben können. Eine Zusammenstellung der „Saftkanälchen“ mit endocellulären Blutgefässen kann um so viel weniger in Frage kommen, als es infolge von anderen Forschern ausgeführter Studien als ziemlich sicher betrachtet werden muss, dass endocelluläre Blutgefässe bei den Nervenzellen ein sehr seltenes Ereignis und also kein Strukturprinzip darstellen. Fritsch (18) hatte in demselben Jahre, als Adamkiewicz seine Injektionsbefunde publizierte, eine Abhandlung über die riesigen Nervenzellen von *Lophius piscatorius* veröffentlicht, worin er als ein konstantes Vorkommen von in diese Nervenzellen hineindringenden Blutkapillaren berichtete. Diese Befunde glaubte seitdem Holmgren (31) infolge seiner Studien über die spinalen Nervenzellen von *Lophius*

bestätigen zu dürfen, aber er erweiterte dieselben in dem Masse, dass die Blutkapillaren in der That durch kapsuläre, endocellular verlaufende Fortsätze in die fraglichen Zellen hineingezogen werden sollten. Indessen hat Holmgren später (34, 35) nach erneuerten Untersuchungen dieser spinalen Nervenzellen die Fritschsche Auffassung von der blutgefässartigen Natur der in die Lophiuszellen hineindringenden Bildungen verlassen und ist zu der Meinung gelangt, dass die eventuellen intracellulären Röhrrchen dieser Zellen, die nicht Blutkörperchen führen, in die Kategorie der eigentlichen „Saftkanälchen“ zu reihen sind — welche Auffassung auch Studnička (67), obwohl vielleicht mehr indirekt, ausgesprochen hat. Bei anderen höheren Wirbeltieren hat übrigens seit Adamkiewicz, so viel ich wenigstens kenne, nur Holmgren (32) ein einziges Mal über den Befund von wirklichen Blutkörperchen tragenden Kanälchen innerhalb spinaler Nervenzellen berichtet. Ich finde es deshalb nicht ganz richtig, da Eddinger und Wallenberg in ihrem „Bericht über die Leistungen auf dem Gebiete der Anatomie des Centralnervensystems während der Jahre 1899 und 1900“ (S. 17) sagen: „Wenn auch Holmgren und andere Beobachter in einzelnen Punkten zu wesentlich verschiedenen Resultaten gelangt sind (Charakter der Gefässe, des Kernes u. s. w.), so bleibt die Analogie ihrer Darstellungen mit denen von Adamkiewicz doch bestehen.“ — Ich bin darüber völlig überzeugt, dass in der Zukunft kein Forscher in ernsthafter Weise eine solche Analogie verfechten will, und es könnte deshalb vielleicht ganz unnötig sein, daran noch zu erinnern, dass die Adamkiewicz'schen schon 1886 gemachten und seitdem kaum in erwähnenswerter Weise bestätigten Befunde von endocellulären Blutgefässen mit den „Saftkanälchen“ und den „Trophospongien“ (aus denen die „Saftkanälchen“ hervorgehen) gewiss gar nichts Gemeinsames haben können.

Gleichzeitig mit den Holmgren'schen Angaben über die „Saftkanälchen“ der Nervenzellen und von denselben ganz unabhängig hat Nelis (50) über die Vorfindlichkeit homogener, nicht tingierbarer und oft knäuelartig gewundener Bänder bei den Nervenzellen berichtet („état spirémateux“). Er konserviert sein Material durch Sublimat oder Osmium und färbt mit Eisenhämatoxylin, mit Delafields Hämatoxylin, oder mit der Nissl'schen Färbung. — Aus gefärbtem Grunde heben sich bei der Nervenzelle deutliche ungefärbte Bänder mit parallel verlaufenden, abgrenzenden Linien. Diese Bänder treten vielfach gestaltet auf: bald halbmondförmig, bald spiralig oder

korkzieherförmig geschlängelt; sie hängen bei den Enden miteinander zusammen, sollen aber niemals ein Reticulum bilden. Sie präsentieren sich „sous la forme d'un boyau ou d'un spirème“ (pag. 5). Sie können an den verschiedensten Stellen des Zellkörpers auftreten, ohne eine besondere Prädilektion zu zeigen, und werden sowohl an spinalen und sympathischen als an centralen Nervenzellen beobachtet. Bei diesen letzteren Zellen können die gewundenen Bildungen aus dem Zellkörper her in die Dendriten hinein verfolgt werden. Diese Bildungen, die in normalen Zuständen nicht immer, sondern vielmehr nur seltenerweise zu sehen sind, fand der Autor besonders ausgeprägt bei Hunden, jedoch auch bei Kaninchen. Die eigentliche Natur, die morphologische, chemische und physiologische, der gewundenen und nicht tingierbaren Bänder blieb dem Autor völlig dunkel. „Les recherches en vue de connaître sa nature chimique ont donné des résultats négatifs. Sur les questions de connexions et surtout de rôle, nous sommes dans une ignorance absolue.“ (pag. 15). — Von besonderer Bedeutung ist, dass der Autor bei vergifteten Tieren (mit Arsen, Trional, Tetanus- und Lyssagift, sowie auch bei Pneumonien) die Knäuelbildungen bedeutend vermehrt und voluminöser beobachtet hat. Dagegen war es dem Autor nicht möglich, nach Neurotomie diese eigentümlichen Bildungen wiederzufinden.

Nelis (51) hat noch in einer späteren Arbeit die erwähnten Strukturen erwähnt, und bezeichnet dieselben fortfahrend als „les figures énigmatiques“.

Es ist ganz auffallend, dass Nelis die ungefärbten Knäuel- und Bänderbildungen besonders ausgesprochen bei den normalen Hunden und bei den verschiedensten in ungleicher Weise pathologisch veränderten Säugetieren gefunden hat; denn, wie wir weiter unten sehen werden, werden die „Saftkanälchen“ bei den normalen Karnivoren (besonders bei den Hunden) und bei den verschiedensten experimentell gereizten Tieren nicht selten so umgestaltet, dass sie als die Nelisschen „Bänder“ hervortreten. Dass die Nelisschen „figures énigmatiques“ nur in gewisser Richtung modifizierte „Saftkanälchen“-Teile darstellen, darüber kann meines Erachtens kein Zweifel obwalten; und hinsichtlich dieser meiner bestimmten Auffassung hat auch, meines Wissens, niemand ernsthafte Bedenklichkeiten ausgesprochen.

In demselben Jahre, als Holmgren die oben genannte erste Mitteilung über die „Saftkanälchen“ der Nervenzellen lieferte und Nelis über den „état spirémateux“ derselben Zellen berichtete, wurde von Holmgren (32) ein neuer Aufsatz veröffentlicht, worin er über seine „Saftkanälchen“ weiteres neues zu sagen hatte. Er verwendet fort-fahrend als Objekt die Spinalganglienzellen des Kaninchens, die er mit pikringesäuertem Sublimat fixiert und mit Toluidin-Erythrosin färbt. An diesem Materiale findet er in den Nervenzellen „äusserst feine, mit Bezug auf die Lumenweite durchaus ähnliche Röhrchen, die — miteinander vielfach direkt kommunizierend — ein geschlossenes und ziemlich dichtes Netzwerk bilden. Das-selbe breitet sich teils und am gewöhnlichsten um den Kern herum, teils an dem einen Pol, teils und vielleicht am seltesten an den beiden Polen des Kernes aus. Die quergeschnittenen Lumina sind immer zirkelrund und distinkt abgegrenzt. Hier und da kann man auch finden, wie diese Röhrchennetze mit pericellulär lokalisierten Röhrchen zusammenhängen, und an diesen Stellen ist die Wand deutlich ausgesprochen, von Erythrosin gefärbt“ (pag. 162). Innerhalb der Zellen dagegen konnte der Autor keine deutlichen Wände der Kanälchen sehen. „Die meisten Zellen der frag-lichen Spinalganglien besitzen solche Netzwerke; aber nicht immer scheinen sie in Bezug auf die durchaus ähnliche Breite des Lumens oder das Aussehen der Wand der Kanälchen miteinander zusammenzu-fallen“ (pag. 163). Besonders an grösseren Zellen treten näm-lich vergleichsweise weitere Röhrchen mehr zerstreut und spaltenförmig auf, und an der Wand derselben liegen grössere oder kleinere, von Toluidin gefärbte Tigroidgranulationen dicht an. Die Lumenweite dieser Kanälchen variiert ansehnlich. — Der Autor konnte deshalb in diesem Aufsatze zwei ver-schiedene Modifikationen der „Saftkanälchen“ ausein-ander halten, nämlich teils ein vergleichsweise dichteres Netzwerk von feinen, parallelwändigen Kanälchen, teils ein mehr lockeres Netz aus teilweise breiten, spaltenäh-nlichen Röhrchen. Desgleichen hebt der Autor den hier und da vorfindlichen Zusammenhang dieser Kanälchen mit extracellulären Spalten hervor.

Etwas später wurde von Studnička (66) ein Aufsatz veröffentlicht, worin dieser Forscher berichtete, dass er bei den Ganglienzellen des Trigemini und anderer Kopfnerven von *Petromyzon Planeri* und *Myxina glutinosa*, sowie auch bei den Spinalganglienzellen

derselben Tiere ähnliche Kanälchen gefunden hatte, die von Holmgren vorher beschrieben worden sind. Er hatte sein Material mit Sublimat-Eisessig, Pikrinosmiumlösung und mit der Perenyischen Lösung fixiert und mit Hämatoxylin-Eosin, Methylenblau-Eosin und Eisenhämatoxylin gefärbt. Die Kanälchen treten dabei als unregelmässige Lücken im Protoplasma auf. „Sie verzweigen sich reichlich und stehen wieder mit grösseren, scheinbar ganz selbständigen Alveolen (so können wir diese grösseren Vakuolen, die eine ganz unregelmässige Form haben, nennen) in Verbindung“ (pag. 398). „Was den Inhalt der Kanälchen und der Alveolen betrifft, so lässt sich bei den ersten auf unseren Präparaten keine Spur von einem solchen nachweisen; sie sind während des Lebens jedenfalls von einer Flüssigkeit erfüllt, die mit der des pericellulären Raumes (mit dem die Kanälchen ja verbunden sind) identisch sein kann“ (pag. 399). Der Autor konnte deshalb, ähnlich wie Holmgren, einen Zusammenhang der Kanälchen nach aussen beobachten. Er war indessen auch zu der Meinung gelangt, dass die Kanälchen durch Konfluenz von Vakuolen zustande kommen sollten. — Studnička konnte weiter bei Petromyzon den sehr wichtigen Befund machen, dass Kanälchen auch innerhalb der Nervenfortsätze hier und da zu sehen sind.

Noch in demselben Jahre wurde von Holmgren eine neue Mitteilung über die „Saftkanälchen“ geliefert (33). Konservierungsmittel wie früher, desgleichen Carnoys Gemisch und Sublimat-Eisessig. Färbung mit Toluidin-Erythrosin und Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange. Der Autor berichtet, dass er beim Kaninchen oft die „Saftkanälchen“ guirlandenförmig um den Kern herum angeordnet gefunden hat, und scheidet aus dem Nervenzellkörper zwei verschiedene Zonen ab, nämlich eine centrale kernführende „kanalikuläre“ und eine periphere „extrakanalikuläre“ Zone, wo Kanälchen-Netze nicht vorhanden sind. Desgleichen ist er zu der Meinung gelangt, dass die Kanälchen in der That eigene (durch Erythrosin stark und etwas glänzend rot gefärbte) Wände besitzen sollen, die mit extracellulären Bildungen zusammenhängen. Der Autor hatte auch andere Tiere als Kaninchen untersucht, nämlich Hund, Katze und verschiedene Vögelarten; und er fand bei diesen Tieren auffallend stark dilatirte, mitunter korkzieherförmig geschlängelte Kanälchen. „Von peri- oder extracellulären Röhren dringen in die Spinalganglienzellen — — — mehr

oder weniger zahlreiche Kanälchen hinein, die sich innerhalb der Zellen oft in charakteristischer Weise fingerförmig teilen und sich dabei mitunter mit ihren Verzweigungen vielfach herumdrehen, nicht selten in spiralartigen Touren. Hierdurch entstehen glomerulus-ähnliche Röhrrchenansammlungen, die in einer Zelle mehr oder weniger zahlreich vorhanden sein können“ (pag. 392). Oft können bei den Vögeln die Kanälchen so stark dilatiert werden, dass das Protoplasma nur als insel- oder fadenförmige Haufen zwischen den Röhrrchen zurückbleibt. — Ich kann dieser vorliegenden Beschreibung hinzufügen, dass diese gewundenen, stark dilatierten Kanälchen keine besondere Lokalisation innerhalb der Nervenzellen zeigen, sondern können an jeder Stelle auftreten. Wer solche Kanälchen wiedergefunden hat, muss gleich ganz unbedingt davon überzeugt sein, dass sie den Nelisschen „Bändern“ entsprechen müssen. Nur hatte Nelis in seinen Abhandlungen von etwaigen Verbindungen solcher „Bänder“ nach aussen keine Erwähnung gebracht. Solche Verbindungen kommen auch nicht in allen Fällen vor, sind jedoch sehr allgemein. — Die Kanälchen konnte Holmgren auch an den sympathischen und centralen Nervenzellen der Vögel wiederfinden. Er hielt die „Saftkanälchen“, die sich ausserhalb der Nervenzellen fortsetzen können, für lymphatische Wege.

In einem bald darauf erschienenen Aufsatze tritt Holmgren (34) gegen Studničkas Behauptung auf, dass die „Saftkanälchen“ durch Konfluenz autochtoner „Alveolen“ oder Vakuolen zustande kommen sollten. Er hebt noch einmal hervor, dass die Kanälchen — auch bei dem von ihm selbst untersuchten Petromyzon — durch intensiv erythrosingefärbte Wände abgegrenzt werden, die sich ausserhalb der Nervenzelle in die Wände extracellulärer Bahnen direkt, unvermittelt fortsetzen. „Schon diesen Erfahrungen gemäss (sagt der Autor), scheinen mir die Kanälchen nicht ohne weiteres als einfache Lücken der Nervenzellen, sondern vielmehr als gefässartige Bildungen aufgefasst werden zu sollen“ (pag. 114). Färbt man ein in Carnoys Gemisch fixiertes Material mit Weigerts Resorcin-Fuchsinfarbe, so bekommen die Kanälchen dunkelgefärbte Abgrenzungen, die bis ausserhalb der Zellen verfolgbar sind. Desgleichen bekommt man, nach dem Autor, durch dieselbe Behandlung unvergleichlich zahlreiche Kanälchen zur Anschauung, und es zeigt sich dabei, dass die auffallend stark dilatierten Kanälchen nur

in dem Masse modifiziert sind, dass sie nur erweiterte Teile des ganzen Kanälchennetzes darstellen. — Der Autor hatte desgleichen die Kanälchen an experimentell gereizten Nervenzellen näher studiert und war dabei zu den folgenden Ergebnissen gekommen. Reizt man spinale Nervenzellen durch schwache Induktionsströme, so werden fast sämtliche Teile des ganzen Kanälchennetzes stark erweitert. Diese beachtungswerten Befunde stimmen ja sehr gut mit den Nelisschen Angaben überein, dass die „Bänder“ besonders an in etwaiger Weise (Toxinwirkung u. s. f.) alterierten Zellen hervortreten. — Durch die Studien, die der Autor also vermittelt der Weigertschen Färbung und durch elektrische Experimente angestellt hatte, war er zu dem generellen Schlusse gelangt: „Die Ganglienzellkörper sind deswegen von einem bisher ungeahnt reichlichen Kanälchensystem durchsetzt, und nur die mehr dilatierten Partien dieser Netzwerke sind die Gänge, die ich vorher habe beobachten können. Die dilatierten Kanälchen sind gewiss als solche nur accidentell, und so versteht man ohne weiteres die grosse Variabilität des Aussehens der bisher beobachteten Kanälchen“ (pag. 119). — Der Autor untersucht in dem fraglichen Aufsätze die verschiedensten Tierformen, Vertebraten und Evertrebraten, und unter den Vertebraten hat er den spinalen Nervenzellen von *Lophius piscatorius* eine erneute Untersuchung gewidmet. Er kommt dabei zu dem Ergebnisse, dass es nicht Blutgefässe tragende (wie er früher mit Fritsch behauptet hatte), sondern in der Regel lymphatische Bahnen führende Kapselfortsätze sind, die in diese Nervenzellen hineindringen und sich da verzweigen. Unter den Wirbellosen findet er besonders eine Form, die er (nebst den Nervenzellen von *Lophius*) für die Klarlegung der wahren Natur der „Saftkanälchen“ als sehr geeignet betrachtet, nämlich die Crustaceen (*Astacus* und *Palaemon*). Man kann nämlich bei den centralen Nervenzellen dieser Tiere sehr deutlich beobachten, dass die Kanälchen eigentlich Spalten innerhalb in die Nervenzellen hineindringender Kapselfortsätze darstellen; und er stellt die auffallenden Verhältnisse bei diesen Tieren mit den oben erwähnten Befunden höherer Vertebraten zusammen, dass nämlich die färbbare acidophile Abgrenzung der Kanälchen dieser Tiere mit ähnlichen Kanälchenbegrenzungen ausserhalb der Zellen unvermittelt zusammenhängen, um dadurch die generelle Hypothese zu ziehen, „dass sämtliche Kanälchen der Ganglienzellen, diese mögen von Mammalien, Vögeln, Am-

phibien, Fischen oder Crustaceen stammen, derselben Natur sind, wahrscheinlich von lymphatischer Art. Sie sind nicht im Ganglienzellkörper entstanden, sondern dringen von aussen her in die Zelle hinein“ (pag. 124). Der Autor meint hierbei selbstfallend, dass es nicht eigentlich die Kanälchen als solche sind, die hineindringen, sondern die „Kapselfortsätze“, innerhalb welcher die Kanälchen zustande kommen.

Die prinzipiell so wichtige Frage von der Abgrenzung der „Kanälchen“, ob sie mit eigenen Wänden ausgestattet (wie es Holmgren behauptete), oder ob sie, als aus dem Nervenzellplasma selbst direkt herührend, von diesem Protoplasma abgegrenzt waren (wie es Studnička wollte), wurde bald darauf von Bethe (3) berührt. Er hatte an einem Material, das mit seiner Fibrillenfärbungsmethode behandelt war, Beobachtungen über „Saftkanälchen“ gemacht. Er konnte indessen die Kanälchen aus den spinalen Nervenzellen her bis durch die bindegewebige Kapsel dieser Zellen hindurch verfolgen, ja er konnte selbst Verzweigungen desselben Kanälchensystems durch nicht nur eine Zelle, sondern durch zwei Zellen mit zuhörenden Kapseln hindurch verlaufen sehen! Wie auch Bethe hervorhebt, ist bei seinen Präparaten der gerade, steile Verlauf der von ihm beobachteten Kanäle sehr auffallend; und er betont gewiss mit allem Recht, dass „bei diesem kontinuierlichen Verlauf der fraglichen Gebilde durch verschiedene Gewebsarten hindurch erscheint es — ganz ausgeschlossen, dass es sich nur um Lücken des Zellprotoplasmas — zusammengefllossene Vakuolen handle, wie Studnička meint“ (pag. 306). „Wir haben es hier wohl mit selbständigen Kanälen zu thun“ (pag. 307). — Ich habe über die fraglichen Gebilde wohl eine ziemlich reiche Erfahrung, aber ich muss gestehen, dass mir niemals solche Bilder vorgekommen sind, wie Bethe dieselben — lass es sein ziemlich schematisch — zeichnet. Ähnliche strukturelle Verhältnisse müssen ganz sicher äusserst selten sein. Mir sind sie — wie gesagt — ganz fremdartig. Ich kann deshalb in diesem Zusammenhange an den Betheschen Auseinandersetzungen nur geringes Gewicht legen, trotzdem er sich teilweise meiner Auffassung der „Saftkanälchen“ so treu anschliesst. Indessen hat Bethe durch die oben genannte Methode noch andere Bilder bekommen, die, wie auch Bethe sagt, an den „Saftkanälchen“ noch weniger erinnern, und die er selbst mit dem Golgischen „Apparato reticolare“ zunächst vergleichen will. Auch hinsichtlich dieser Bilder ist es mir nicht möglich, ein sicheres Urteil zu gewinnen.

In einer folgenden Arbeit scheint Studnička (67) seine ur-

sprüngliche Auffassung von dem Bau der „Saftkanälchen“ etwas modifiziert zu haben. Er schreibt nämlich: „Im Gegensatz zu unseren eigenen Angaben, die wir seinerzeit im Anat. Anzeiger mitgeteilt haben, meint Holmgren, dass diese Kanälchen immer besondere festere Wände besitzen, und dass sie nicht im Inneren der Zellen entstehen, wie ich das angenommen habe, sondern dass sie von aussen her in das Innere der Ganglienzelle einwachsen. Ich muss mich bekennen, dass ich seit der Zeit der Veröffentlichung jener Mitteilung auch in sehr vielen und unter anderem besonders auch in den grösseren Kanälchen der Ganglienzellen von Petromyzon jene besonderen färbaren Wände gefunden habe, doch in anderen Fällen kann ich sie auch bei starker Färbung trotzdem nicht finden und ich habe deshalb für solche Fälle wirklich keine Ursache, das von mir über den Charakter der Kanälchen Gesagte zu widerrufen“ (pag. 4). An einer anderen Stelle derselben Arbeit (pag. 5): „In vielen Fällen muss man wirklich das Eindringen der Kanälchen in das Innere der Zellen zulassen — — —“. Übrigens scheint der Verf. die Meinung zu hegen, dass die Wand der Kanälchen, wo man dieselbe sehen kann, am wahrscheinlichsten infolge einer binnenzelligen Kutikularisierung zustande kommen soll. Die Kanälchen sind deshalb Studnička unter dreierlei (Studnička selbst rechnet nur zwei) Modifikationen vorgekommen, nämlich teils in einer Form, die für ein Hineindringen der Kanälchen von aussen her zunächst spricht, teils mit kutikulären Wänden, teils endlich ohne solchen Wänden. — Wie ersich indessen denkt, dass die kutikulären Wandungen der Kanälchen in die Wände der extracellulären Bahnen übergehen sollen, darüber sagt er nichts. — Das eigentliche Thema der fraglichen Abhandlung gilt indessen die Gehirnnervenzellen ganz kleiner Exemplare von Lophius. An den Kanälchen dieser Nervenzellen ist es dem Autor nicht gelungen eigene Wände an den Kanälchen zu sehen. Seine angewandten Färbungen scheinen mir auch für den Nachweis solcher Wände etwas ungeeignet gewesen zu sein (Eisenhämatoxylin-Bordeaux R.). Im Centrum der Zelle, in der Mitte des Kanälchennetzes, konnte Studnička Sphären und Centrosomen nachweisen. Das Kanälchennetz bildet dabei wie eine Art Kapsel um die Sphere herum, — ein, wie es mir scheint, sehr interessanter Befund.

In einer danachfolgenden, grösseren Arbeit von Holmgren (35) gibt dieser Autor eine Zusammenstellung seiner bis dahin erzielten Befunde bei den Nervenzellen der verschiedensten Tierformen, besonders

auch über die „Saftkanälchen“. Von neueren Befunden sollen hier nur die folgenden erwähnt werden. An sehr jungen Tieren findet er das Kanälchennetz bedeutend einfacher, als bei älteren Tieren, gebaut und oft an dem einen Pol des excentrisch verschobenen Kernes gelagert. Die sympathischen Nervenzellen der Mammalien zeigen Kanälchennetze nur innerhalb des Zellkörpers, während dieselben Nervenzellen der Vögel, ähnlich wie centrale Nervenzellen sämtlicher untersuchter Vertebrate, Fortsätze der Netze auch innerhalb der Dendriten besitzen. An elektrisch gereizten Nervenzellen der Vögel konnte der Autor (wie früher Studnička bei *Petromyzon*) „Saftkanälchen“ innerhalb der Neuriten sehen. — Seine wichtigsten Ergebnisse hinsichtlich der Morphologie der „Saftkanälchen“ sind die folgenden: „Von verschiedensten Punkten der die (spinale) Nervenzelle umgebenden Kapsel treten Fortsätze in die Zelle hinein, um hier nach Teilung und gegenseitiger Verbindung ein äusserst dichtes Netz zu bilden. In den Maschen dieses Netzwerkes sind die Neurofibrillen eingelagert“ (pag. 81). — „Sehr oft, aber nicht immer, lässt das Netz der intracellulären Kapselfortsätze eine periphere Zone des Zellkörpers frei, ebenso in der Regel eine mehr oder weniger schmale Zone dicht um den Kern herum. In den Maschen des genannten Netzes tritt nun die Tigroidsubstanz auf, und es scheinen ausnahmslos die Zonen der Zellen, welche der Kapselfortsätze entbehren, auch ohne Tigroidsubstanz zu sein. So ist dies der Fall mit der sog. „Ektoplasmatischen Zone“, die gewiss nicht immer vorhanden ist, so auch mit dem grösseren Teile der Zone des Zellkörpers dicht am Kerne“ (pag. 82). — „Das dichte Netz der Kapselfortsätze hüllt hier und da dilatierte Spalträume ein, die mit extracellulären lymphatischen Spalträumen direkt kommunizieren. In protrahierten Aktivitätszuständen wird fast das ganze Fortsatznetz zu einem Kanälchennetze umgestaltet“ (pag. 83).

Auch Kolster (43) hat ungefähr in derselben Zeit über von ihm studierten „Saftkanälchen“ bei den Nervenzellen von *Petromyzon fluviatilis* berichtet. Er hat keine Wandungen an den Kanälchen sehen können, lässt jedoch die Kanälchen nach aussen münden und hält dieselben — wie Holmgren — für lymphatische Spalten. Aus den zahlreichen gefärbten und, wie es scheint, genau ausgeführten Abbildungen zu schliessen, sieht es indessen so aus, als

ob für den Autor die „Saftkanälchen“ nicht besonders gut hervorgetreten wären. Jedenfalls hat Kolsters übrigens umfangreiche und breit angelegte Arbeit für die Entwicklung unserer Kenntnis in betreff der „Saftkanälchen“ keinen besonderen Wert.

In den letzten Jahren findet man mehrere Arbeiten, die das tatsächliche Vorhandensein der „Saftkanälchen“ bei den Nervenzellen auf das deutlichste darlegen. — So hat Fragnito (17) die Kanälchen studiert. Er ist aber zu der Auffassung gelangt, dass die Kanälchen in der That die persistierenden primitiven Spalten darstellen, durch welche die Neuroblasten fort-fahrend geschieden waren, da sie miteinander zusammenschmolzen, um die definitive Nervenzelle zu bilden. Diese Auffassung von der Natur der Kanälchen fällt gleichzeitig mit der Hypothese von der pluricellulären Entstehung der Nervenzelle zu Boden. — Eine gewissermassen ähnliche Entstehungsweise der Nervenzelle hat übrigens bekanntlich Kronthal (44) ganz neulich verfechtet, in einer grossen Arbeit über die Nervenzelle, worin er sich berechtigt ansieht, ganz kategorisch zu behaupten, dass die Nervenzellen durch Konfluenz von Leukocyten zustande kommen sollen. Die Kronthalsche Arbeit hat indessen ebensowenig als die Fragnitosche, selbst in geringster Hinsicht, beachtungswerte Kriterien einer so gewaltsam umgestaltenden Auffassung von der Genese der Nervenzellen liefern können. Nach Kronthal ist die Nervenzelle „kein Organismus, keine Zelle im biologischem Sinne“ (pag. 124).

Lugaro (46) und Donaggio (16) haben die Existenz der „Saftkanälchen“ bestätigt.

Pugnat (54) hat in einer interessanten Zusammenstellung unserer gegenwärtigen Kenntnis der Nervenzelle ziemlich umfassend die „Saftkanälchen“ berührt und als seine eigene, auf selbständigen Studien dieser Gebilde begründete Meinung hervorgehoben: „Nos estimons donc que les canalicules de Holmgren prennent naissance à la suite de la pénétration, dans le protoplasme, des dernières ramifications de fins capillaires lymphatiques qui s'arboriseraient au sein du corps cellulaire“ (pag. 23).

Sjöbring (62) hat — wie er behauptet (er hat keine Abbildungen geliefert) — die „Saftkanälchen“ nach einer speziellen Formolbehandlung sehr schön bei Igel und Kaninchen gesehen.

Sjövall (63) benutzt dieselbe Behandlung wie Sjöbring, sowie auch dieselben Tierformen und sieht und abbildet die „Saftkanälchen“ besonders deutlich. Er kann, wie früher Holmgren, zwei ver-

schiedene Typen wahrnehmen, unter denen der eine bei den grösseren, der andere bei den kleineren Zellen auftritt. „Jener präsentiert sich als eine Bildung, die an einer oder mehreren Stellen der Zelle erscheint, oft recht gross und zuweilen alveolenartig erweitert ist und manchmal wirbelförmige Biegungen zeigt. Der andere Typus erscheint als eine einfache, gewöhnlich gleichdicke Guirlande, die man mehr oder weniger vollständig um den Kern herum verfolgen kann“ (pag. 261). Sjövall tritt gegen Studničkas Meinung von zwei morphologisch und genetisch wesentlich verschiedenen Kanälchenkategorien auf, indem er hervorhebt, dass wenn Studnička findet, „dass die beiden Typen nicht nur morphologisch, sondern auch genetisch verschiedener Art sind und dass der eine von ihnen von aussen in die Ganglienzellen eindringe, während der andere intracellulär, nach der Art der Alveolen, entstehe, so meine ich, dass „— er —“ hierfür keine bindenden Beweise angeführt „— hat. „Eher können sie als zwei morphologische Modifikationen einer und derselben Bildung aufgefasst werden“ (pag. 262). An seinem Formalinmaterial konnte indessen Sjövall keine Wände an den Kanälchen finden.

Endlich hat Smirnow (64) einen wichtigen Zusatz zu unserer Kenntnis der Kanälchen geliefert, indem es diesem Forscher gelungen ist, dieselben sehr schön und distinkt bei einem viermonatlichen menschlichen Embryo zu demonstrieren. An seinem in Flemmings Gemisch konserviertem Material konnte er nicht eigene Wände an den Kanälchen herstellen. Er konnte sich jedoch davon überzeugen, dass das Kanälchennetz sich ausserhalb der Nervenzelle fortsetzt, indem es in die Lymphräume übergeht, welche in dem interstitiellen Bindegewebe des Nervenknotens vorhanden sind. „Dieses intracelluläre Kanälchennetz betrachte ich mit E. Holmgren als ein Netz lymphatischer Saftkanälchen oder Spalten“ (pag. 463).

In seinem Lehrbuch der Histologie (9. Auflage) hat Stöhr die „Saftkanälchen“ erwähnt und auch abgebildet. Er hat die von Holmgren empfohlene Behandlungsmethode benutzt (Sublimat-Pikrinsäure-Toluidin-Erythrosin) und findet dabei, dass die Begrenzung der Kanälchen, die mit ausserhalb der Nervenzellen gelegenen lymphatischen Räumen zusammenhängen, rot wird.

Wie in der oben gelieferten Darstellung an mehreren Stellen zu sehen ist, ist die **eigentliche morphologische und genetische Natur der „Saftkanälchen“** vielfach diskutiert und ungleich aufgefasst worden. So hat Nelis die fraglichen Gebilde nicht einmal als Kanälchen, sondern als achromatische, hyaline Bänder bezeichnet. Jedoch ist er in seiner Deutung sehr unsicher; er hält — wie oben angeführt — dieselben sowohl in morphologischer als in funktioneller Hinsicht als durchaus rätselhafte Dinge. — Holmgren dagegen und nach ihm alle übrigen nachfolgenden Forscher, die den fraglichen Strukturen eigene Studien gewidmet haben, sind gleich von Anfang darüber einig gewesen, dass es von kanälchenartigen, Flüssigkeiten führenden Bildungen die Frage sein musste. Dass nämlich die von Nelis beobachteten geschlängelt verlaufenden „Bänder“ in der That nur in gewisser Hinsicht modifizierte Teile der „Saftkanälchen“ ausmachen, steht ausser jedem Zweifel. — Wenn es also als festgestellt angesehen werden musste, dass es bei diesen Strukturen von kanälchenartigen, Flüssigkeiten führenden Bildungen die Frage war, so war man jedoch mit Bezug auf die wichtige Erkundigung von der Genese derselben noch im völligen Dunkel. — Holmgren verfechtete in allen seinen bezüglichen Aufsätzen die Meinung, dass sie eigentlich nicht aus dem Nervenzellprotoplasma direkt ausgehen könnten, sondern innerhalb strangförmiger Bildungen zustande kommen sollten, die ursprünglich von aussen her in die Nervenzellen hineingedrungen waren („Kapselfortsätze“). — Studnička dagegen war ursprünglich zu der Auffassung gekommen, dass die Kanälchen einer Konfluenz reihenartig angeordneter Vakuolen („Alveolen“) des Nervenzellprotoplasmas ihre Entstehung verdanken, welche Auffassung Bethe seitdem teilweise bestritten hat, indem er behauptet, einzelne Kanälchen durch mehrere Nervenzellen und deren Kapseln gleichzeitig hindurch verlaufend gesehen zu haben. Wie oben erwähnt, scheint Studnička in einer späteren Abhandlung seine erste Auffassung modifiziert und sich dabei mehr der Holmgrenschen Anschauung genähert zu haben, indem er zwei oder eher drei verschiedene Kanälchenkategorien annimmt, nämlich teils solche, die von aussen her in die Nervenzellen eindringen, teils solche, die autochton aus dem Nervenzellprotoplasma hervorgehen, die aber entweder mit oder ohne besondere Wandungen sein können. — Wie Kolster in seiner oben citierten Abhandlung bemerkt, spricht der Zusammenhang der Kanälchen mit pericellulären Räumen gegen die von

Studnička vermutete Entstehungsweise. — Fragnito sah, wie oben angeführt, in den Kanälchen Reste der ursprünglich vorfindlichen Interstitien zwischen den mehr oder weniger zahlreichen Neuroblasten, durch deren Zusammenschmelzung die einzelne Nervenzelle entstehen sollte. — Pognat glaubt infolge seiner Studien, dass die Kanälchen als lymphatische Kapillare von aussen her in die Nervenzellen hineindringen. — Sjöbring, Sjövall, Smirnow und Stöhr scheinen nicht eine eigene Auffassung zu hegen in betreff der Genese der Kanälchen, obwohl die drei erstgenannten Autoren sämtlich sagen, dass sie keine besonderen Wände der Kanälchen hatten sehen können. Es muss jedoch hierbei bemerkt werden, dass sie für solche Beobachtungen keine geeigneten Methoden benutzt hatten (Formalin und Flemmings Gemisch). Stöhr dagegen der die Holmgrensche Verfahrungsweise angewandt hatte, konnte auch besonders gefärbte Wände an den Kanälchen sehen. Nichtsdestoweniger setzt er ein Fragezeichen bei der Behauptung in seiner Beschreibung, dass die Kanälchen eigene Wände haben sollen.

Es ist sehr bemerkenswert, dass sämtliche Forscher, die Kanälchen gesehen und dieselben als solche gedeutet haben — sie mögen dieselben als von aussen her in die Nervenzellen hineingedrungen oder autochton entstanden, aufgefasst zu haben — ihre hier und da nachweisbare direkte Kontinuität mit ausserhalb der Nervenzellen befindlichen Bildungen beobachtet und anerkannt haben.

Welche Belege hat denn Holmgren in seinen früheren, vorher citierten Abhandlungen für seine oben erwähnte Meinung angeführt? Man findet dieselben in einer grösseren, schon oben angeführten Arbeit von derselben Zeit zusammengestellt und weiter ausgelegt (35). Er behandelt darin, wie gesagt, mehrere Säugetierformen, mehrere Arten von Vögeln, gewisse Amphibien, Teleostier, Selachier, Cyklostomen, Crustaceen und Hirudineen. Er hat absolut unverkennbare, kernführende „Kapselfortsätze“ bei den spinalen Nervenzellen von Lophius und anderen Teleostiern (vorher irrigerweise als Blutkapillare gedeutet), sowie auch ganz unverkennbare solche Fortsätze bei den Bauchganglienzellen der Crustaceen gesehen, **innerhalb** welcher Saftlücken in deutlichster Weise zustande kommen. Bei diesen Tieren (Vertebraten und Evertebraten) ist das Hineindringen von aussen her von „Kapselfortsätzen“ sicher. Bei übrigen, besonders höheren Vertebraten

dagegen waren die bis dahin vorgelegten Belege weniger beweisend. Holmgren konnte gewiss teils durch Sublimat-Toluidin-Erythrosin-Behandlung, teils auch und besonders durch Alkohol-Chloroform-Eisessig-Weigert-Behandlung in den meisten Fällen resp. rote und dunkelviolette Wandungen der Kanälchen darstellen, die in unzweideutiger Weise mit extracellulären, ähnlich gefärbten Bildungen direkt, unvermittelt zusammenhängten; aber man konnte, falls man skeptisch war, meinen, dass diese Wandungen durch eine Spezialisierung des Nervenzellprotoplasmas (wie Studnička auch vermutete) zustande gekommen und also nicht exogener Natur wären. Desgleichen konnte Holmgren nicht abmachen, zu welchen extracellulären Elementen die Wandungsfortsetzungen zunächst angehören sollten. Trotzdem dass deshalb genügende Beweise über die ganze Linie der Vertebraten für die Richtigkeit der Holmgrenschen Auffassung nicht von ihm oder von einem anderen vorgebracht worden waren, hatte wohl nichtsdestoweniger diese Meinung viel wahrscheinliches für sich; denn man könnte ja fragen: da es von allen Forschern gezeigt worden war, dass die Kanälchen sich nach aussen in wohlbegrenzten Saftlücken „entleeren“ konnten, deren Wandungen sich direkt, unvermittelt in die besonderen Abgrenzungen der Kanälchen (in den Fällen, da solche Begrenzungen dargestellt worden waren) übergingen, welche Natur der Wandungen der extracellulären Saftbahnen sollte man annehmen, falls man der Meinung war, dass die Wände der intracellulären Kanälchen durch eine Metamorphose des Nervenzellprotoplasmas, durch Kutikularisierung, zustande gekommen wären?

Durch die von Holmgren gemachten Befunde und die dadurch entwickelten Vorstellungen über die Natur der „Saftkanälchen“ werden seit mehreren Jahren zurück ausgeführte Studien und Beobachtungen anderer Forscher wieder ins Licht emporgehoben, nämlich diejenigen von Nansen und Rhode. Der berühmte Polarforscher (47) hatte nämlich bei den centralen Nervenzellen gewisser Crustaceen auf das deutlichste gefunden, dass diese Zellkörper von „spongioplasmatischen Netzwerken“ durchsetzt waren, die direkt mit den Zellkapseln zusammenhängten und sich analog mit diesen letzteren färbten. Nansen drückt, obwohl mit Reservation, die Vermutung aus, dass diese Netzwerke als Fortsätze der Kapseln aufzufassen wären. — Rhode (58–60) hatte bei den centralen Nervenzellen der Gastropoden und der Hirudineen Beobachtungen gemacht, die er an einer Stelle (61) folgendermassen zusammenfasst: „Wie ich schon in mehreren Arbeiten betout habe, ist der

Zusammenhang zwischen Neuroglia und Ganglienzelle ein sehr inniger, insofern das grobfibrilläre Spongioplasma nach aussen kontinuierlich in die gleichstarken Neurogliafibrillen übergeht“ (p. 701). Rohde schliesst sich der von Leydig schon 1885 ausgesprochenen Meinung an, dass zwischen dem Spongioplasma der Nervenzelle und der kapsulären Zellen resp. der Gliazellen eine direkte Kontinuität existiere. Die Rhohdesche Deutung der Befunde ist selbstfallend von der oben erwähnten von Nansen unter Reservation entworfenen Vermutung grundverschieden; denn nach Rhode gehören die fraglichen intracellulären Fäden, „das grobfibrilläre Spongioplasma“, den Eigenstrukturen der Nervenzellen an, nur dass sie nach aussen direkt in extracelluläre Fäden übergehen sollen.

Die „Saftkanälchen“ lässt Holmgren also innerhalb der in die Nervenzellen hineindringenden „Kapselfortsätze“ entstehen. In einer späteren Notiz berichtet nun derselbe Autor (36), dass er in den Schlundganglienzellen von *Helix pomatia* ein sehr günstiges Objekt gefunden hat um seine Auffassung von der Entstehungsweise der Kanälchen weiter zu begründen und auch weiter zu führen. „Die Nervenzellen von *Helix* werden — — — mit einem reichlicheren oder ärmeren Kanälchennetze versehen, das sich innerhalb des Fortsatznetzwerkes ausbildet, welches anderen Zellen genetisch und morphologisch zugehört“ (pag. 293). — „Die oft sehr grossen Nervenzellen sind in einem locker gebauten Gewebe eingebettet, das — — von reichlich verzweigten, vergleichsweise kleinkernigen Zellen erzeugt wird. An den verschiedensten Stellen der Nervenzellenperipherie dringen in den — — Zellkörper auf das deutlichste Verzweigungen der genannten interstitiellen Zellen mehr oder weniger tief hinein. Hier verzweigen sie sich noch weiter in immer feineren Ramifikationen, die sich miteinander in mannigfaltiger Weise direkt verbinden“ (pag. 291). — „Nicht selten sind es nicht nur ähnliche Fortsätze, die in die Nervenzellen eindringen. Auch grössere oder kleinere kernführende Stränge des interstitiellen Gewebes können tief in die Zelle hineinragen“ (pag. 291). Die Kanälchen entstehen deshalb innerhalb dieser beiden Modifikationen der intracellulären Fortsätze eines und desselben interstitiellen Gewebes; und die „Kapselfortsätze“ der fraglichen Nervenzellen sollen entweder direkten Ausläufern verzweigter interstitieller Zellen, oder ganzen, selbst kernführenden Strängen des interstitiellen Gewebes entsprechen. Die Verhältnisse bei *Helix* sollten deshalb an diejenigen bei *Lophius* erinnern. Bei den Neuriten dieser

Nervenzellen konnte der Autor ähnliche Verhältnisse („Kapselfortsätze“ und „Saftkanälchen“) beobachten, — wie früher Studnička bei *Petromyzon* und Holmgren bei den Vögeln.

Etwas später hat Bochenek (4—6) einige Mitteilungen über von ihm ausgeführte Studien an den Nervenzellen von *Helix pomatia* veröffentlicht. Er hatte an den riesigsten, aber nur an solchen Nervenzellen hineindringende, selbst kernführende Fortsätze und Kanälchen beobachtet: „Les plus grand cellules du système nerveux de *Helix* sont pourvues d'un système de canaux, pénétrant de la surface dans le corps cellulaire“ (pag. 102); und im Gegensatz zu den Holmgrenschen Angaben war er zu der Meinung gelangt, dass die Fortsätze innerhalb der Kanälchen liegen sollen und nicht die Kanälchen innerhalb der Fortsätze: „Dans ces canaux se trouvent des prolongements et même de cellules de neuroglie“ (pag. 102). Es scheint mir ziemlich wahrscheinlich, dass Bochenek die von Holmgren gemachten Beschreibungen nicht recht verstanden hat. Es ist ja ganz natürlich, dass die hineindringenden Gliafortsätze so zu sagen ihren Weg durch das Nervenzellprotoplasma ausgraben müssen; aber die Substanzlücken, die in solcher Weise im Plasma gebildet werden und die vollständig, ohne etwaige Retraktionen, durch die genannten Fortsätze erfüllt werden, stellen nicht die Holmgrenschen Kanälchen dar. Diese Saft Räume (die Kanälchen) liegen innerhalb der Fortsätze selbst, aber solche Kanälchen sind ganz unzweideutig Bochenek vollständig entgangen. Nichtsdestoweniger findet man solche Spalten — eigentümlich genug — innerhalb der Gliafortsätze, die wohl den wahren „Saftkanälchen“ analog sind, in Bocheneks eigenen und gewiss sehr treu wiedergegebenen Bildern. — Holmgren hat in einer nachfolgenden Arbeit (38) gegen Bochenek auf das thatsächliche Vorhandensein der „Kapselfortsätze“ und der Kanälchen auch bei den kleinen und kleinsten Nervenzellen von *Helix* hingewiesen, wodurch die von Bochenek ausgesprochene Auffassung widerlegt worden ist, dass das Hineindringen von Gliafortsätzen bei *Helix*' Nervenzellen nur von einer besonderen Grösse gewisser dieser Zellen abhängen sollte. Vielmehr muss man dahingeführt werden, anzunehmen, dass dieses Hineindringen einem generellen Strukturprinzip bei dem fraglichen Tiere entsprechen mag.

Die Frage von dem eigentlichen morphologischen Charakter der Kanälchen bei den Nervenzellen wurde endlich durch neue Studien und Entdeckungen Holmgrens (38—40, 42) in wesentlicher Weise noch weiter geführt, vielleicht gewissermassen auch auf neuen Wegen

geleitet. Durch seinen schon vorher gemachten Befund, dass man durch Fixierung mit Alkohol-Chloroform-Eisessig und nachherige Färbung mit Weigerts Resorcin-Fuchsin-Farbe die hineindringenden „Kapselfortsätze“ resp. die Wandungen der Kanälchen mitunter gut darstellen kann, sowie durch die Erfahrung, dass hierbei die elektive Färbung in gewisser Hinsicht von der Anwesenheit des Chloroforms und der Essigsäure abhängen musste, wurde der Autor nach vielfachen Versuchen zu der Prüfung von der Kombination: Trichlor-Essigsäure und Resorcin-Fuchsin-Färbung geführt. Er konnte in der That durch diese Behandlung die verlangte elektive Färbung der „Kapselfortsätze“ gut bekommen¹⁾. Eine in manchen Fällen bedeutende Verbesserung dieser Methode wurde endlich von Holmgren durch die Kombination: Trichlor-Milchsäure und Resorcin-Fuchsin-Färbung erzielt. Durch diese Methoden war der Autor hinsichtlich der Nervenzellen verschiedener Säugetiere (auch des Menschen) zu den folgenden Resultaten gekommen. Man kann durch die genannte Behandlung das spinale Nervenzellprotoplasma nur sehr schwach gefärbt bekommen, während gleichzeitig die „intrakapsulären Zellen“ (die grossen multipolaren Zellen zwischen der spinalen Nervenzelle selbst und der zuhörenden Kapsel) dunkelviolet tinger werden. Aus diesen dunkeln Zellen dringen Fortsätze in die Nervenzelle hinein, verzweigen sich hier, um durch Verschmelzung miteinander ein intracelluläres Netzwerk darzustellen. Hinsichtlich dieses allem Anscheine nach exogenen Netzes sagt Holmgren: „Ich kann nichts anderes sehen, als dass meine oben referierten Befunde an den höheren und höchsten Vertebraten in prinzipieller Hinsicht ganz dasselbe zeigen, als diejenigen an den Helixganglien. Soweit ich nämlich es aus meinen vorgelegten Befunden beurteilen kann, werden die spinalen Nervenzellen der Vertebraten von Ausläufern zunächst befindlicher, multipolar gestalteter Zellen auf das reichlichste durchbohrt. Diese intracellulär verlaufenden Fortsätze verzweigen sich vielfach und gehen miteinander mehr oder weniger zahlreiche Verbindungen ein, wodurch der Nervenzellkörper ein „Spongionplasma“ bekommt, das jedoch genetisch ihm nicht zugehört. Innerhalb des Netzes dieser Fortsätze, innerhalb dieses „Spongionplasma“, können

1) Bekanntlich hat der in der histologischen Technik so weit verfahrenen Meister Martin Heidenhain ganz neulich (Encyklopädie der mikroskop. Technik, Abt. I. pag. 327), die Trichloressigsäure als eine für die gute nachfolgende Färbbarkeit des Materiales besonders empfehlenswerte Fixierungsmethode hervorgehoben.

Saftkanälchen zustande kommen, die direkt mit ähnlichen Kanälchen oder Hohlräumchen innerhalb der Matrixzellen dieses Netzes eventuell kommunizieren. — Da, wie ich es schon vorher durch Experimente dargethan habe“ (s. weiter unten!), „die Tigroidsubstanz der Nervenzelle in einer gewissen Relation zu den genannten Kanälchen steht, schlage ich vor, das Netz als Trophospongium der Nervenzelle zu benennen, um dadurch hervorzuheben, dass ich in diesem Netze mit seinen Kanälchen wesentliche Wege der Stoffwechselprozesse der Nervenzelle sehe“ (pag. 315). — Durch die fraglichen Studien hatte Holmgren deshalb seine früheren Befunde von hineindringenden, kanälchenführenden „Kapselfortsätzen“ — wie er dieselben vorher generell nannte — zu den Ergebnissen erweitert, dass diese Fortsätze bei höheren Vertebraten (wie teilweise bei *Helix*) in der That als Ausläufer anderer, multipolar gestalteter Zellen aufgefasst werden müssten, und dass die „Saftkanälchen“ innerhalb dieser Fortsätze zu suchen wären¹⁾. — Er war auch dadurch zu dem bemerkenswerten Ergebnisse gelangt, dass die Nervenzellen mit einer „trophischen Organisation“ ausgestattet wären, die ursprünglich von anderen, multipolar gestalteten Zellen herrührte. An den centralen Nervenzellen der Säugetiere konnte Holmgren durch seine Methode ähnliche exogene und Kanälchen bildende Netzwerke aufzeigen, vermochte jedoch ihre Verbindungen ausserhalb der Nervenzellen nicht völlig sicher zu eruieren. — Noch war indessen Holmgren, wie mit ihm andere Forscher (z. B. Studnička, Smirnow, Pognat, Lugaro u. a.), der Meinung, dass die „Saftkanälchen“ eine wahre cirkulatorische Einrichtung, ein Drainagesystem der Nervenzellen darstellen sollten. Infolge seiner weiteren Studien mit seiner neuen elektiv färbenden Methode kam er indessen bald zu einer in prinzipieller Hinsicht ziemlich abweichenden Auffassung. Er schreibt an einer Stelle (40; pag. 672): „Wie sollen wir nun denken, dass die „Saftkanälchen“ aus den Netzteilen der „Trophospongien“ hervorgehen? Wir müssen wohl zunächst eine lokale Veränderung des Aggregatzustandes annehmen, eine Umwandlung der Netzteile selbst von einem vergleichsweise mehr festen zu einem flüssigen Zustande, ähnlich wie die Sekretgranula aus Körnchen in Tröpfchen übergehen“. — „In der That findet

¹⁾ Die früheren Befunde von *Lophius* und *Helix* hatten ja desgleichen gezeigt, dass die „Trophospongien“ auch aus ganzen, selbst kernführenden Fortsätzen der die Nervenzellen zunächst umgebenden, stützenden Geweben bestehen können.

man nämlich bei einem genaueren Studium der fraglichen strukturellen Verhältnisse, dass, ehe die Netzteile der „Trophospongien“ verflüssigt werden, sie zuerst anschwellen, dicker werden und in der Mitte oder — wie nicht selten — mehr in der Kante derselben weniger tingierbar, bis sie endlich an den so veränderten Stellen nicht mehr färbbar sind, sondern ein spalten- oder kanälchenartiges Aussehen angenommen haben.“ — „Von dieser Auffassung ausgehend, wird es uns vielleicht nicht schwierig zu verstehen, warum man bei stärkerer Kanälchenbildung oft — obwohl gewiss nicht immer — keine eigentliche Wände an den „Saftkanälchen“ finden kann; denn es liegt wohl in solchen Fällen nicht allzu ferne anzunehmen, dass die ganzen Netzteile verflüssigt worden sind. Dass dieselben verflüssigten Netzteile bei einer nachfolgenden Phase der physikalisch-chemischen Prozesse als kompakte Netzteile wiederkehren sollten, scheint mir undenkbar; man muss vielmehr, wie ich meine, annehmen, dass sie in diesen Prozessen ganz aufgehen“. — An der Hand seiner mit Trichlormilchsäure erzielten, viel deutlicheren und elektiveren Bilder ist deshalb Holmgren zu der Meinung gelangt, dass wirklich „Saftkanälchen“ existieren können, die mit keinen eigenen Wänden ausgestattet sind. Damit hat jedoch Holmgren, wie er auch hervorhebt, in keiner Weise sich der von Studnička ausgesprochenen Meinung genähert, denn die Erklärungsweise, die Holmgren von den „Saftkanälchen“ nunmehr giebt, bedeutet in der That, wie jedes Nachdenken sagen muss, etwas ganz anderes, als wenn man mit Studnička sagen wollte, dass die „Saftkanälchen“ autochton aus dem Nervenzellprotoplasma selbst entstanden wären, was Holmgren immer bestritten hat. Fürst (20) ist deshalb, meines Erachtens, nicht ganz in seinem Rechte, wenn er behauptet, dass Holmgren „sich jedoch in seinen Schlüssen zum Teil auf die Studničkasche Auffassung der Entstehungsweise der Kanälchen“ (pag. 416) stützt. Mit demselben Unrecht sagt Fürst weiter: „Durch eine prinzipielle Annahme sieht er (Holmgren) sich imstande, seine frühere Ansicht beizubehalten, dass die Saftkanälchen der Nervenzelle Gebilde sind, die nicht zu der Nervenzelle selbst gehören, sondern ausserhalb derselben stammen“ (pag. 416). Dass man eine durch grosse Mühe ausgearbeitete, auffallend elektive Methode und die infolge dieser Methode erzielten Befunde, ohne die Methode selbst geprüft zu haben, als nur eine „prinzipielle Annahme“ bezeichnet, muss notwendigerweise als ein allzu leicht gemachtes Urteil angesehen werden, das viel besser die Bezeichnung

„prinzipielle Annahme“ verdient! — Holmgren entfaltet seine weiteren neuen Anschauungen folgendermassen (40; pag. 673): „Ich vermeine, dass wir eben in diesen, die verschiedenen Teile der „Trophospongien“ eventuell vernichtenden, flüssigmachenden Umsetzungen eine genügende Erklärung finden können, warum man eine fast unendlich grosse Variation in der Verbreitung der „Trophospongien“ innerhalb der Nervenzellen findet. Mitunter tritt nämlich das „Trophospongium“ nur an einer beschränkten Stelle der Peripherie der Nervenzelle auf, ein anderes Mal innerhalb des ganzen Zellkörpers, aber mit sehr wenigen Netzteilen, ein anderes Mal endlich mit sehr reichlichen Verzweigungen im Endoplasma u. s. f. — Die „Trophospongien“ stellen ja in der That Verzweigungen der intrakapsulären Zellen dar, und wir können wohl oft pseudopodienartigen Zellsprossungen eine mehr oder weniger ausgesprochene Mobilität zuerkennen. Ich meine deshalb, dass die „Trophospongien“ keine in ihrer allgemeinen Konfiguration und Ausbreitung innerhalb idealer Nervenzellen fixen Bildungen seien, sondern in dieser Hinsicht vielmehr einem stetigen Wechsel unterworfen sind, der von den intracellulären physikalisch-chemischen Prozeduren abhängt. Sie können — wie ich denke — unter Verflüssigung ihrer Netzteile diese letzteren für das Leben der Nervenzellen, denen sie angehören, opfern, um im nächsten Augenblick die verflüssigten Teile durch neue Sprossungen zu ersetzen.“ Leben ist ja Bewegung! — Nach den von Holmgren entwickelten Anschauungen sollten deshalb die „Saftkanälchen“ eigentlich kein Drainagesystem, keine cirkulatorische Einrichtung der Nervenzellen darstellen, sondern eher den morphologischen Ausdruck gewisser Phasen der stofflichen Einwirkungen der Nervenzelle und der zugehörigen intrakapsulären Zellen aufeinander ausmachen. Den „Trophospongien“ wird von Holmgren eine pseudopodienartige Mobilität zuerkannt, deren Intensität von den momentanen binnenzelligen chemischen Prozessen abhängen soll. „Man könnte“, wie der Autor an einer anderen Stelle (42a) sagt, „auf die „Saftkanälchen“ zeigen und sagen: hier finden die oder die vitalen, fermentativen Prozesse statt, aus denen als Produkte körnige oder flüssige (in der Form von Tröpfchen oder Tropfen — schlechthin Vakuolen genannt) Zelleneinschlüsse entstehen. Diese Entstehungsweise der Kanälchen, die ja quantitativ, aber wahrscheinlich auch qualitativ so verschiedenartig sein kann, giebt uns auch, wie ich denke, einen erweiterten Einblick

darin, dass — was man aus dem Chemismus der Zelle voraussetzen muss, und was Hofmeister (30) in einem geistvollen Vortrage entwickelt hat — an verschiedenen Stellen einer und derselben Zelle gleichzeitig die verschiedenartigsten chemischen Umsetzungen stattfinden können“ (pag. 14). — Falls die Holmgrenschen Anschauungen über die eigentliche Natur der „Saftkanälchen“ sich bewahrheiteten, wäre natürlich die Benennung „Saftkanälchen“ nicht weiter völlig zutreffend. — Indessen sind die letztgenannten von Holmgren gemachten Befunde und die dadurch veranlassten weitgehenden Schlüsse zuerst in der allerletzten Zeit veröffentlicht worden, infolgedessen noch keine anderen Forscher dieselben haben näher prüfen können.

Diese von dem genannten Autor näher entfaltete Deutung der morphologischen Qualität der „Saftkanälchen“ ist gewissermassen auch auf eine weitere Entwicklung der Vorstellungen, die er schon vom Anfang gehegt hat, hinsichtlich der **physiologischen Bedeutung** dieser Kanälchen begründet. So sagt Holmgren 1899 (33): „Mit Bezug auf die wahre Natur meiner Kanälchen bin ich der ziemlich bestimmten Meinung, dass dieselben lymphatischer Art sind“ (pag. 393); „es lässt sich denken, dass sie mit der Ernährung der Zelle etwas zu thun haben“ (pag. 401). — Schon Nelis hatte in demselben Jahre (50) wichtige Beobachtungen gemacht, die für eine solche Auffassung in gewisser Hinsicht verwertet werden könnten, — vorausgesetzt, dass die Nelisschen „Bänder“ nur modifizierte Teile der „Saftkanälchen“ darstellen, an dem indessen wohl niemand zweifeln darf. Er hatte ja nämlich beobachtet, dass nach Alterationen der Nervenzellen, die Veränderungen an der Tigroidsubstanz hervorrufen (Arsen, Tetanus, Lyssa), besonders zahlreiche „Bänder“ auftraten.

In mehreren der eben citierten Abhandlung nachfolgenden Arbeiten (34, 35 38, 39) hat Holmgren für seine Auffassung der physiologischen Bedeutung der Kanälchen als Saftwege, als Ernährungswege mehrere verschiedene Belege zu geben versucht. Er glaubt gefunden zu haben, dass die eigentliche Lokalisation der Tigroidsubstanz innerhalb der Nervenzelle mit dem Auftreten der Kanälchen zusammenfallen sollte, dass die „kanalikuläre Zone“ der Zelle mit dem tigroidführenden Endoplasma, die „extra. kanalikuläre Zone“ mit dem tigroidfreien Exoplasma iden-

tisch sein sollte. Weiter sagt er in einer Zusammenstellung seiner bezüglichen Ergebnisse (35): „Dass die Tigroidsubstanz mit den Lymphspalten führenden Kapselfortsätzen in kausalem Zusammenhange steht, geht indessen nicht nur aus der zusammenfallenden Lokalisation dieser Teile innerhalb der Ganglienzelle hervor, sondern auch aus dem Verhalten, dass, wo Lymphspalten besonders dilatiert werden, auch eine besonders reichliche Ansammlung der Tigroidsubstanz auftritt“ (pag. 83). „Da in mehr protrahierten Stadien der Aktivität die Tigroidsubstanz aufgelöst wird, werden die „Kanälchen“ an den Stellen des Zellkörpers, wo die Tigroidsubstanz verschwunden ist, verkleinert, während sie an den Stellen, wo Tigroidsubstanz noch zurückbleibt, auch noch dilatiert sind. — Die Ergebnisse der elektrischen Reizung deuten nach derselben Richtung, Da nämlich die Nervenzellen infolge solcher Reizung neue Massen von Tigroidsubstanz bekommen und gleichzeitig einigermassen vergrößert werden, und die lymphatischen Spalträume innerhalb des Zellkörpers sich diffus erweitern, muss man wohl daraus folgern, dass der elektrische Strom zunächst eine Alteration der zirkulatorischen Verhältnisse hervorgerufen hat, welche die optisch wahrnehmbaren Stoffwechselveränderungen bedingt“ (pag. 84).

Eine ungefähr ähnliche Bedeutung der Kanälchen wurde nach Holmgren von mehreren Forschern diesen Bildungen zugeschrieben. So hat Koelliker (45) die Meinung vertreten, dass die „Kanälchen“ als Saftbahnen gewissen chemischen Stoffumwandlungen im Innern der Nervenzellen entsprechen sollen.

Pugnat (54) hat aus seinen Studien über die Entwicklung der „Saftkanälchen“ geschlossen, dass die Kanälchen und die Tigroidsubstanz gleichzeitig und innerhalb derselben Zone der Nervenzelle zustande kommen. Er hält die Kanälchen für lymphatische Bahnen.

Smirnow (64) sieht mit Holmgren in den „Saftkanälchen“ Bahnen lymphatischer Natur, so auch Lugaro (46) u. a.

Zuletzt hat jedoch Holmgren (40, 42) seine ursprüngliche, von fast allen Forschern beigetretene Auffassung der Kanälchen als eine zirkulatorische Einrichtung der Nervenzelle verlassen, um ihre Natur als einen morphologischen Ausdruck gewisser stofflichen Einwirkungen der Nervenzellen und der diesen gehörenden multipolar gestalteten Zellen aufeinander, als lokale Veränderungen des Aggregatzustandes einzelner Teile des „Trophosphonium“ her-

vorzuheben. — Es kann an dieser Stelle geeignet sein, darauf zu zeigen, dass — wie ich so oft an Serienschnitten derselben Zellen wiedergefunden habe — die „Saftkanälchen“ (wenn auch oft) gewiss nicht immer sich an der Oberfläche der Zelle „entleeren“, was ja die erwähnte Deutung stützen könnte. Dieses nicht unwichtige Verhältnis habe ich leider in meinen Arbeiten nicht stark genug hervorgehoben.

Endlich sei es mir gestattet, daran zu erinnern, dass Prenant (53) die sog. Holmgrenschen „Saftkanälchen“ mit den intracellulären Trachealverzweigungen der Arthropoden zusammengestellt hat, und dass Holmgren (38) die multipolar gestalteten intrakapsulären Zellen der spinalen Nervenzellen höherer Vertebraten mit den ebenfalls multipolaren trachealen Endzellen der Arthropoden verglichen hat.

2. Drüsenzellen von Pankreas (und von Parotis).

Ähnlich wie es Negri (49) gelungen war, durch die Chromsilbermethode an den Golgischen „Apparato reticolare interno“ sehr erinnernde Netzwerke bei den Pankreaszellen gewisser Säugetiere darzustellen, konnte Holmgren (39, 40) durch seine Trichlormilchsäure-Resorcin-Fuchsin-Methode den „Trophospongien“ der Nervenzellen ähnlich aussehende Netze bei den Pankreaszellen der Amphibien und der Säugetiere herstellen. Er hat bei den Drüsenzellen des Salamander-Pankreas durch die genannte Methode dunkelgefärbte binnenzellige Netzwerke nachgewiesen, die konstant, ohne Ausnahme, der Innenzone der Drüsenzellen (zwischen Kern und Drüsenlumen) gehören. Auf diese eigenartige Lokalisation der fraglichen Netze hat Holmgren besonderes Gewicht gelegt. Er sagt nämlich u. a. (40; pag. 675): „Was hinsichtlich der Lokalisation der intracellulären Netze der Drüsenzellen mir sehr bemerkenswert erscheint, ist, dass dieselben ausschliesslich innerhalb der Teile der Drüsenzellkörper zu finden sind, wo die eigentlichen sekretorischen Prozesse stattfinden, nämlich zwischen Kern und Drüsenlumen. In ähnlicher Weise deshalb, als wir bei den Nervenzellen eine zusammenfallende Lokalisation der „Trophospongien“ und der Tigroidsubstanz finden, so treten auch bei den Drüsenzellen die intracellulären Netzwerke und die sekretorischen Stoffe nebeneinander auf“. In betreff der Pankreaszellen von Salamandra hat Holmgren beachtungswerte Gründe seiner Auffassung geliefert, dass die fraglichen Netze wirklich den „Trophospongien“ der Nervenzellen

entsprechen dürfen. Es ist ihm nämlich durch seine Methode gelungen zu sehen, teils dass die Netze typische Kanälchen bilden können, teils auch, dass sie exogen sind, indem sie als Ausläufer multipolar gestalteter Zellen zu deuten sind. Man findet nämlich, dass die Netze direkt mit ähnlich gefärbten Strängen zusammenhängen, die aus den multipolaren Korbzellen zwischen den Drüsenzellen hinaufsteigen, um sich mit den binnenzelligen Netzwerken innerhalb der Innenzone der Drüsenzellen zu vereinigen. Desgleichen ist Holmgren zu der schon vorher von u. a. Renaut ausgesprochenen Auffassung gelangt, dass die multipolar gestalteten centroacinären Zellen (sc. bei *Salamandra*) in der That derselben Natur seien, wie die Korbzellen, dass sie auch Wurzeln zu den „Trophospongien“ der Drüsenzellen liefern sollen. — Wie bei *Salamandra* hat Holmgren auch bei den Pankreaszellen höherer Wirbeltiere (der Katze, der Maus, des Igels u. a.) ganz ähnliche intracelluläre und kanälchenbildende Netzwerke durch seine Methode darstellen können. Es ist ihm indessen bei diesen Tieren noch nicht gelungen, den Ursprung dieser Netze nachzuweisen.

Bei den Parotiszellen hat Holmgren (40) ähnlich lokalisierte und kanälchenbildende Netze wiedergefunden.

3. Darmepithelzellen (und Epithelzellen des Magens).

In derselben Mitteilung, worin Holmgren zuerst über die „Trophospongien“ der Pankreaszellen berichtete (39), wurde von ihm auch erwähnt, dass er durch seine Trichlormilchsäuremethode intracelluläre Netzwerke bei den Epithelzellen der Darmkrypten und der Duodenaldrüsen darzustellen vermocht hatte, die den „Trophospongien“ der Pankreaszellen in betreff ihrer binnenzelligen Lage (zwischen Kern und resp. Lumen) und ihres allgemeinen Aussehens völlig entsprachen. Er fügte desgleichen hinzu, dass solche Netze bei dem Oberflächenepithel des Darmes vermisst werden. — In einer folgenden Abhandlung (41) konnte er indessen zeigen, dass auch die Oberflächenepithelien des Darmes in der That ganz ähnliche Netze besitzen, „obwohl sie, wie es mir scheint, etwas schwieriger zur Ansicht zu bringen sind“ (pag. 479). Hier und da ist es dem Autor gelungen, die fraglichen Netzwerke, die dicht am Kerne liegen, in zwischenzelligen, mit diesen ähnlich gefärbten Strängen übergehend zu sehen, was für die Identität dieser Netzwerke ja mit den ähnlichen Netzen der Nerven- und der Pankreaszellen zu sprechen scheint. Diese Identität wird indessen dadurch noch mehr festgestellt, dass Holmgren durch gewöhnliche

bewährte Fixierungs- und Färbungsmethoden (Alkohol-Chloroform-Eisessig, Sublimatmischungen, Flemmings Gemisch + Eisenalaunhämatoxylin, Thiazinrot-Toluidin etc.) sehr schöne und distinkte „Saftkanälchen“ an den fraglichen Zellen dargestellt hat (bei Mensch, Kaninchen, Igel und anderen Tieren), die hinsichtlich ihrer binnenzelligen Lage mit den oben erwähnten Netzwerken ganz zusammenfallen. (41). — Ich kann hierzu berichten, dass, falls man den Darm durch Sublimat-Pikrinsäure fixiert und die angefertigten Schnitte mit Eisenalaunhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange färbt, man kleine kanälchenbildende Körbe bekommt, die ähnlich wie die Bindegewebszellen überwiegend von Säurefuchsin gefärbt und mit den „Trophospongien“ ähnlich lokalisiert (zwischen Kern und Lumen) hervortreten. Nach Färbung mit Thiazinrot-Toluidin werden diese Körbe, wie auch das Bindegewebe, von einer Neutralfarbe tingiert. Dass diese Körbe nichts anderes als die „Trophospongien“ sind, steht gewiss ausser jedem Zweifel. — Desgleichen kann ich erwähnen, dass ich ähnliche Netzwerke und Kanälchen auch an den Oberflächenepithelien des Magens und an den Pylorusdrüsen verschiedener Tiere wiedergefunden habe. Bisher ist es mir jedoch nicht gelungen, solche Dinge an den Belegzellen des Magens darzustellen. Selbstfallend wäre es von grösstem Interesse, zu erfahren, wie die binnenzelligen Sekretkapillaren der Fundusdrüsen sich zu den „Trophospongien“ verhalten sollten. Die unten erwähnten Befunde an den Leberzellen scheinen jedoch dafür zu sprechen, dass diese Kapillaren mit den „Saftkanälchen“ kaum zu vergleichen sind.

4. Epithelzellen des Nebenhodens (Lebergangsepithelzellen, Epithelzellen von Uterus und Thyroidea).

In seinem zuletzt erschienenen Aufsätze hat Holmgren (42b) über die „Trophospongien“ bei den Epithelzellen des Nebenhodens berichtet. Er schreibt: „In diesem Jahre ist von Fuchs“ (in diesem Referate 19) „eine interessante Abhandlung über die Epithelzellen des Nebenhodens von der Maus veröffentlicht worden, worin u. a. berichtet wird, dass der Autor eigentümliche Fadenknäuel in der Innenzonzone dieser Zellen, zwischen Kern und Lumen, gesehen hat. Das Material war in den verschiedensten Flüssigkeiten konserviert, wie in der Zenkerschen Flüssigkeit, im Hermannschen und Flemmingschen Gemisch, und mit Eisenalaunhämatoxylin gefärbt. — In der nächsten Nähe der genannten Knäuel treten die ersten gefärbten Granula und die ersten Tröpfchen auf; und hinsichtlich der

biologischen Bedeutung dieser Knäuelbildungen ist auch Fuchs zu der Auffassung gelangt, dass er für wahrscheinlich hält, „dass das flüssige Sekret in dem Fadenknäuel gebildet wird, während die Granulakörnchen vielleicht aus dem Zelleib aufgenommen und im Fadenknäuel zu kleineren Häufchen geformt werden“. — Besonders interessant ist auch die Fuchssche Beobachtung, dass der Fadenknäuel, der je nach dem funktionellen Zustande sich sehr verändert, jedoch niemals ganz schwindet.“

„Infolge eigener Studien über die Nebenhodenzellen desselben Tieres, das Fuchs benutzt hatte, habe ich mich davon überzeugen können, dass die von dem letztgenannten Autor beschriebenen Fadenknäuel in der That (was ich schon früher kürzlich angedeutet habe — Anat. Anz. Bd. 21, Nr. 16/17 1902) meinen „Trophospongien“ entsprechen müssen“. — „Falls man nämlich die Nebenhoden der weissen Maus mit meiner Trichlormilchsäure-Resorcin-Fuchsin-Methode behandelt, findet man bei den fraglichen Epithelzellen, zwischen Kern und Lumen, ein dunkelgefärbtes Netzwerk von körnigen Fäden, die „Saftkanälchen“ bilden können. Das Netz stimmt in jeder Hinsicht mit den „Trophospongien“ der Darmepithelzellen überein. — Es kann darüber kein Zweifel obwalten, dass nicht diese „Trophospongien“ mit den Fuchsschen Fadenknäueln identisch sind, obwohl — wenigstens aus den Fuchsschen Abbildungen zu schliessen — die einzelnen Fäden dieser Knäuel dem genannten Autor nicht besonders deutlich hervorgetreten waren. — Indessen ist Fuchs zu der Auffassung gelangt, dass „dieser Fadenknäuel mit den Fäden, welche, als Fortsetzung der Härchen, den Zelleib durchziehen, in inniger Verbindung steht, indem die letzteren alle nach ihm hinstreben“. — Über diesen Gegenstand habe ich infolge der Fuchsschen Angaben zahlreiche und mühevollen Untersuchungen an durch die verschiedensten Konservierungs- und Färbungsmittel behandelten Nebenhoden der weissen Maus vorgenommen, habe jedoch nicht solche Bilder bekommen können, die für die Fuchssche Meinung mit einiger Sicherheit sprechen sollten. Dagegen habe ich (wie ich schon vorher bemerkt habe — Anat. Anz. Bd. 21, Nr. 16/17 1902) in den cilienführenden Lebergangsepithelien von *Helix pomatia* ein besonders geeignetes Objekt gefunden, um das reciproke Verhalten zwischen dem Fadenapparat und dem „Trophospongium“ zu eruieren. Bekanntlich hat der ausgezeichnete Histologe Martin Heidenhain (29) auf Grund seiner Studien u. a. über die Flimmerzellen der Lebergänge von *Helix* und die Darmepithel-

zellen des Frosches uns einen neuen Einblick in den Bau des Fadenapparates der Cilienzellen geben können. Je nach der Schnittführung kann man nach Heidenhain den Fadenapparat ungleich gestaltet bekommen. Im „Sagittalschnitt“ wird der einfache Pseudoconus gesehen; im „Frontalschnitt“ dagegen ergibt die Fasermasse jederseits oberhalb des Kernes das Bild zweier symmetrisch gelegenen Vorhänge, welche einen mittleren faserfreien, nach oben hin sich verlierenden Zwischenraum begrenzen. Im „Sagittalschnitt“ tritt dieser faserfreie Raum, den Heidenhain mit Beziehung auf die Fibrillenstruktur als den „toten Raum“ bezeichnet, in Form eines Dreiecks auf, dessen am schärfsten ausgezogene Spitze nach oben, dessen schmale Basis gegen den Kern hin liegt. — Der Fadenapparat und der „tote Raum“ treten nun an meinen eigenen Lebergangspräparaten von *Helix* (mit Trichlormilchsäure-Resorcin-Fuchsin behandelt) sehr schön und distinkt hervor, und die „Trophospongien“ sind von dem ganzen Zelleninhalte das am schärfsten tingierte. Es zeigt sich bei dem sorgfältigen Studium dieser guten Präparate, dass die „Trophospongien“ ausschliesslich innerhalb des körnigen oder mit Tröpfchen erfüllten „toten Raumes“, wohl das Endoplasma der Flimmerzelle darstellend, auftreten; und ich habe bei diesem gewiss interessanten Befunde niemals Bilder bekommen, die darlegen könnten, dass die „Trophospongien“ und die Fadenapparate in je einiger Weise in direkter Verbindung miteinander stehen sollten. Dagegen habe ich hin und wieder, wie von dem eigentlichen Bau des Fadenapparates leicht zu erwarten war, Trugbilder gefunden, die infolge der zufälligerweise vorhandenen Schnittrichtung für einen direkten Zusammenhang einigermaßen sprechen könnten“. — „Ich will selbstfallend nicht bestreiten, dass bei der Maus andere Verhältnisse vorhanden sein könnten, aber es liegt wohl eine nur geringe Wahrscheinlichkeit für eine solche Annahme vor“.

In derselben Arbeit berichtet Holmgren, dass er an den Epithelzellen des Uterus und der Thyroidea hat die „Trophospongien“ herstellen können. Sie liegen bei diesen Zellen in der Innenzone derselben, also in Übereinstimmung mit den Verhältnissen anderer Epithelzellen.

5. Leberzellen.

In einer Reihe von Mitteilungen seit dem Jahre 1897 hat Browicz (7—15) über das Vorkommen intracellulärer Kanälchenbildungen verschiedener Art bei den Leberzellen berichtet. Er hat in dem

Jahre 1899 seine bezüglichlichen Befunde ungefähr folgendermassen zusammengestellt (11; pag. 371): „Innerhalb der Kernsubstanz der Leberzelle bestehen sehr feine Räume oder Kanälchen, welche in unmittelbarer Verbindung stehen mit einem intracytoplasmatischen Kanälchensystem, das wieder mit den intercellulären Gallengängen unmittelbar zusammenhängt. Der Anfang der Gallenkanälchen muss demnach in den Kern der Leberzelle verlegt werden.“ — „Ausser dem intracellulären Gallenkanälchensystem existiert noch ein besonderes intracelluläres bis in den Kern hineinreichendes Kanälchensystem, welches mit den Blutkapillaren in enger Beziehung steht, welche Kanälchen der Verfasser als Ernährungskanälchen auffasst, mittelst welcher der Leberzelle das Nähr- und Funktionsmaterial zugeführt wird.“ — „Das Auftreten von Vakuolen in der Leberzelle sowohl im Cytoplasma als auch im Kerne, Vakuolen, welche verschiedenen Inhalt enthalten, ist nicht nur an die Existenz eines intracellulären Gallengangsystems, sondern auch eines besonderen intracellulären Ernährungskanälchensystems gebunden. Dieselben stellen Erweiterungen dieser physiologischen, äusserst feinen, normal unsichtbaren, ständigen Kanälchen dar.“ — Auf sekundäre Sprossungen der Gallenkapillaren innerhalb der Leberzellen haben bekanntlich mehrere Forscher die Aufmerksamkeit gelenkt, wie z. B. R. Krause, Braus, Nauwerck und zuletzt Holmgren (42a), welcher letztgenannte Autor (an der Igel-leber) solche intracellular verlaufende Gallenkanälchen bis an den Kern heran verfolgen konnte. Dass sie aber in den Kern hineinwachsen könnten, wie es Browicz als konstant betrachtet, hat bisher meines Wissens niemand bestätigen können. Dass in ikterischen Lebern, die Browicz besonders studiert hat und als Grund seiner Schlüsse gelegt hat, gallenähnliche Körnchen in den Kernen eventuell vorhanden sein können, giebt jedoch meines Erachtens keinen schwerwiegenden Beleg für die Browiczsche Meinung, dass die Wurzeln der Gallenkapillaren in die Leberzellkerne verlegt werden müssen. Nur soweit würde uns indessen bei unserem vorgelegten Thema die Frage von dem intracellulären Verhalten der Gallenkapillaren interessieren, dass es einmal gezeigt worden wäre, dass innerhalb einer und derselben Zelle wahrhafte Sekretkapillaren und Kanälchen anderer Natur nebeneinander existieren könnten. Es ist nämlich Holmgren (39, 41, 42a) gelungen, bei den Leberzellen mehrerer Exemplare normaler Igel die deutlichsten „Saftkanälchen“ zu entdecken, wodurch die Browiczsche Behauptung von in den Leberzellen auftretenden „Ernährungskanälchen“ bestätigt worden ist. Ich sage vor-

sätzlich, dass Holmgren die fraglichen „Saftkanälchen“ entdeckt hat; denn es scheint mir fraglich, ob man nicht zuerst durch die bezüglichen Holmgrenschens Befunde von scharf konturierten, ganz hellen Kanälchen (ohne etwaige gefärbten Einschlüsse) einen festen Boden für die Meinung gewonnen hat, dass die Leberzellen in gewissen funktionellen Stadien wirkliche „Saftkanälchen“ enthalten können. — Welche Belege hat nämlich Browicz für seine Behauptungen vorgebracht? Man findet dieselben in seiner letzten Arbeit (15) näher entwickelt und zusammengestellt: 1. An formalingehärteten menschlichen Muskatnusslebern sah er, sowohl im Cytoplasma als auch im Karyoplasma, in vorwiegend als Vakuolen, jedoch manchmal auch als längliche Bildungen gestalteten und scharf begrenzten Räumen teils körniges, teils nadelförmig krystallinisches Pigment abgelagert, das er auf Grund seiner Untersuchungen an formalingehärteten Lebern nach intravenöser Injektion von Hämoglobinslösungen als metamorphosiertes Hämoglobin deuten musste. 2. An Lebern von Hunden, die während der Verdauung getötet worden waren, konnte er sowohl im Cyto- als Karyoplasma wohl erhaltene Erythrocyten (in scharf begrenzten Räumen eingeschlossen), im Kerne auch Hämoglobinkrystalle wahrnehmen. 3. Die Injektionsergebnisse (die Injektionen durch die Blutgefäße) von Asp, Frasers und Nauwerck deuten nach Browicz auf einen innigen Zusammenhang zwischen der Leberzelle und den Blutkapillaren hin. 4. Vor allem haben die von Schäfer¹⁾ publizierten Befunde an von Rutherford und Carlier durch die Vena porta injizierten Kaninchenlebern für Browicz ein besonders schwerwiegendes Kriterium geliefert. — Aus seinen eigenen oben relatierten Befunden zieht Browicz die Folgerung, dass ein inniger Zusammenhang zwischen den Leberzellen und den intraacinösen Blutkapillaren existieren muss, dass in der Leberzelle spezielle „Ernährungskanälchen“ existieren müssen. Ist man jedoch in der That berechtigt, infolge ähnlicher Befunde solche positive Schlüsse zu ziehen? Meines Erachtens nicht. Weder „hineingewanderte“ Blutkörperchen, selbst innerhalb der Kerne der Leberzellen, noch körniges oder krystallinisches Blutpigment können in dieser Hinsicht etwas Bestimmtes sagen. Solche Bildungen können ebenso gut auf nicht präformierten Wegen in die Leberzellen hineingelangen, und die Lücken, worin die genannten Zelleneinschlüsse nach der Formalinhärtung liegen, könnten eher für zufällige Spalten des Protoplasmas als für präexistierende

¹⁾ On nutritive Channels within the Liver Cells which communicate with the lobular Capillaries. — Anat. Anzeiger, Bd. 21. Nr. 1. 1092.

Kanälchen gelten. Falls man die erwähnten Browiczschen Befunde als für die Existenz präformierter Kanälchenbildungen beweisend halten wollte, müsste man, wie ich denke, auch zu der Meinung getrieben werden, die nach Konservierung des Materials oft genug auffallenden Lodenbildungen als präexistierende Kanälchen zu bezeichnen, worin z. B. bei den Nervenzellen oder den Zwischenzellen der Testikeln die cholesterinähnlichen, krystalloiden Zelleneinschlüsse liegen. Niemand aber will sich wohl für eine solche Meinung verantwortlich machen. — Desgleichen ist zu betonen, dass es Browicz, wie er selbst bemerkt hat, nicht gelungen ist, die (obwohl scharf begrenzten) Hohlräumchen, worin die genannten Einschlüsse gefunden worden waren, mit tinktoriell besonderen Wänden zu sehen, — was er doch hinsichtlich der intracellulären Gallenkapillaren vermochte. — Was endlich die Schäferschen Injektionspräparate anlangt, hat Holmgren infolge eigener Erfahrung von denselben eine ganz andere Meinung als die Browiczsche vertreten. Da nämlich Holmgren an dem Schäferschen Präparate fast überall gefunden hatte, dass die durch eine Portainjektion in die Blutkapillaren hineingelangten Injektionsmassen aus den Blutkapillaren in die perivaskulären Interstitien übergetreten und von diesen Interstitien in die Leberzellen hineingedrungen waren, musste er den Schluss ziehen, dass man aus solchen Präparaten auf eine Präexistenz intracellulärer Kanälchen, die mit den Blutkapillaren in etwaiger Verbindung stehen sollten, nichts Sicheres schliessen könnte.

Hat deshalb Browicz, wie ich vermeine, entweder infolge eigener Befunde, noch auf Grund von anderen gemachten Blutinjektionen zu einem erkennenswerten Schlusse kommen können, dass die Leberzellen mit „Ernährungskanälchen“ ausgestattet wären, so hat jedoch Holmgren durch seine Beobachtungen an den Igellebern die reellen Beweise für die Browiczsche Vermutung geliefert. In seiner ersten Mitteilung über die „Saftkanälchen“ der Leberzellen sagt Holmgren u. a. (39; pag. 384): „Die Leberzellen sind mehr oder weniger reichlich durch Kanälchen durchbohrt, die sich in auffallend ähnlicher Weise verhalten, wie die oben erwähnten Kanälchen der Hundennervenzelle: teilweise korkzieherförmig gewunden, oder in parallelem Verlaufe dicht nebeneinander. Diese Kanälchen gehören gewiss einem „Trophospongium“ an, was ich auf Grund anderer Beobachtungen vermuten möchte.“ Holmgren hat deshalb wirkliche Kanälchen von spezieller Gestalt und Anordnung beschrieben und seiner Be-

schreibung übrigens eine Abbildung hinzugefügt. — In einer späteren Mitteilung (42 a) berichtet der Autor, dass diese Kanälchen, die übrigens schon mehreren der bewährtesten Autoren vorgelegt worden sind, an teils mit der Trichlormilchsäuremethode, teils mit Alkohol-Chloroform-Eisessig und mit Sublimatmischungen konserviertem und von mehreren normalen Tieren herstammendem Materiale aufgefunden worden sind, — was ja an der normalen Präexistenz dieser Kanälchen deuten muss. Er hebt auch in derselben Arbeit hervor, dass er gleichzeitig in einer und derselben Leberzelle, obwohl seltenerweise, sowohl intracelluläre Verzweigungen der Gallenkapillare als typische „Saftkanälchen“ hat beobachten können. Eine Verwechslung dieser beiden verschiedenen Arten von Kanälchen ist, wie Holmgren sagt, ganz unmöglich. Die intercellulären Gallenkapillaren sind sehr deutlich mit Schlussleisten ausgestattet, die intracellulären Verzweigungen der Kapillaren ermangeln jedoch solcher Bildungen. Indessen sind sowohl die intercellulären als die intracellulären Gallenkanälchen in der Regel von einem etwas trüben, leicht färbbaren Inhalte gefüllt, während die vergleichsweise bedeutend weiteren und auch oft steil oder korkzieherförmig verlaufenden „Saftkanälchen“ ganz hell (ohne etwaigen färbbaren Inhalt) aussehen. Während die intracellulären Gallenkapillaren sich in den intercellulären Kapillaren entleeren, suchen die „Saftkanälchen“ die perivaskulären Interstitien auf, um hier zu enden. Dass die Gallenkapillaren ihre Wurzeln in den Leberzellkernen haben sollten, wie es Browicz behauptet, kann Holmgren infolge seiner Studien nicht glauben, ebenso wenig als dass die „Saftkanälchen“ sich in dieselben Kerne öffnen sollten. Dagegen hat Holmgren hier und da beobachtet, dass die „Saftkanälchen“ die Kerne mehr oder weniger hineinbuchten können. — Browicz sagt in seiner letzten Arbeit (15), wo er die von Holmgren beschriebenen und von Browicz als „evident“ bezeichneten Kanälchen der Leberzellen erwähnt, dass Holmgren über den physiologischen Charakter dieser Kanälchen nichts gesagt hat und auch nichts hat sagen können, während dieselben durch die Browicz-schen eigenen Befunde zu ihrer ganzen Natur definitiv bestimmt worden sind. Der erste Teil dieser Behauptung ist indessen nicht richtig, was jedoch Browicz in einem freundlichen Briefe zugegeben hat. Holmgren sagt nämlich schon in seiner ersten bezüglichen Mitteilung (39), teils dass die „Saftkanälchen“ (auf Grund dahinggerichteter Studien) einem „Trophospongium“ zugehören müssen, teils auch: „Ich glaube nicht, dass diese intracellulären Kanäl-

chen mit den Gallenkapillaren in Zusammenhange stehen. So weit ich nämlich sehen kann, entleeren sie sich in den perivaskulären Umgebungen“ (pag. 439). Holmgren hat desgleichen, obwohl in späteren Arbeiten (40, 42 a), einen anderen Befund hervorgehoben, der über die physiologische Bedeutung der fraglichen Kanälchen etwas Licht werfen darf. Er hat nämlich gefunden, dass, falls man in Alkohol-Chloroform-Eisessig oder in Sublimatmischungen konservierte Igel-Leberzellen mit Thiazinrot und Toluidin oder Toluidin und Erythrocin färbt, gewisse ergastische (basische) Bestandteile in überwiegender Weise neben den ungefärbten „Saftkanälchen“ auftreten, während solche Zelleinschlüsse an anderen Stellen des Zellkörpers nicht besonders zu sehen sind. — Es scheint mir bisher nicht möglich, die Browiczschen Befunde als einen weiteren Beleg für die Deutung der „Saftkanälchen“ als „Ernährungswege“ der Leberzellen zu benutzen, weil man nicht wissen kann, ob die von Browicz beobachteten eigengefärbten Zelleinschlüsse in den wahren „Saftkanälchen“ liegen oder nicht. Dies ist um so viel schwieriger zu thun, weil die „Saftkanälchen“, die Holmgren (von mehreren Igeln) beschrieben und abgebildet hat, keine einzige Spur gefärbter Bestandteile enthalten. Dagegen findet man oft bei Igeln, dass eigengefärbte oder färbbare (durch saure Anilinfarben) unregelmässig gestaltete, nicht selten aber stäbchen- oder plättchenförmige Zelleneinschlüsse neben den ganz hellen „Saftkanälchen“ in grösserer oder geringerer Menge auftreten können.

6. Epithelzellen der Nebenniere.

In der allerletzten Zeit hat Holmgren (42 a) über die Vorfindlichkeit der „Saftkanälchen“ auch bei den Nebennieren berichtet. Er findet dieselben in fast allen Zonen des Parenchyms, besonders schön jedoch in der Zona fasciculata und reticularis. Die Epithelzellen der genannten Regionen haben gern ihre Kerne von den zugehörigen Blutkapillaren verschoben; und zwischen diesen excentrischen Kernen und den Blutkapillaren werden die Zellkörper von mehr oder weniger zahlreichen „Saftkanälchen“ durchzogen. Die Kanälchen stimmen mit den „Saftkanälchen“ der Nervenzellen, Leberzellen, Darmzellen, Nebenhodenzellen etc. völlig überein und entleeren sich oft in die perivaskulären Interstitien oder deren Verlängerungen zwischen den Epithelzellen, was hier bei den Nebennieren fast noch leichter zu sehen ist, als bei den Lebern. — Indessen können die „Saftkanälchen“ der Nebennieren (nach

den Holmgrenschsen bisherigen Erfahrungen) eigentlich in zwei verschiedenen extremen Formen zu Tage treten, nämlich entweder als ein unregelmässiges Netz von mitunter sehr weiten Kanälchen, oder auch wie ein cirkumskripter Knäuel dicht an dem centralen Pol des excentrischen Kernes. Im Centrum dieses Knäuels, der mit perivaskulären Interstitien durch nicht selten vergleichsweise feine Kanälchen in direkter Verbindung stehen kann, liegt eine Sphere mit 2 oder 3, in der Regel 2, winzigen Centrosomen. Holmgren hat deshalb bei gewissen Nebennierenzellen ähnliche Verhältnisse beobachten können, wie schon Studnička bei Lophius Nervenzellen (S. oben!) gefunden hatte. Studnička erwähnt nämlich, dass die „Saftkanälchen“ der genannten Zellen wie eine Kapsel um die Sphere herum sich bilden können. — Die schönen Spherenbildungen der Nebennierenzellen, innerhalb welcher die Centrosomen liegen und welche mehr oder weniger weit vom Zellplasma retrahiert sind, zeigen auch sehr interessante Verhältnisse (besonders hinsichtlich ihrer färberischen Eigenschaften und ihrer merkwürdigen Beziehungen zu den interstitiellen Zellen), die ich noch nicht öffentlich beschrieben habe und deren Beschreibung ich mir vorbehalte.

7. Riesenzellen des Knochenmarkes (der „Blutlymphdrüsen“ und der Milz) und Deciduazellen.

Auf der Bonnerversammlung der Anat. Ges. hat Retzius (57) auf intracellulären Kanälchenbildungen der Knochenmarkszellen die Aufmerksamkeit gelenkt. Er hatte das Knochenmark junger Kaninchen und Katzen mit Sublimat-Pikrinsäure und Alkohol-Chloroform-Eisessig fixiert und die angefertigten Schnitte mit Eisenalaunhämatoxylin gefärbt (Nachfärbung in Erythrosin, Säurefuchsin oder Toluidin). Die Kanälchen zeigten sich, wie Retzius sagt, „bald in der Gestalt von mehr rundlichen ovalen oder elliptischen Höhlen, bald als längere schmalere Schlingen, oft sogar als wurmförmige oder darmschlingenartige Kanälchen, welche das Protoplasma in verschiedener Anordnung durchdrangen“ (pag. 93). — „Sie zeigten im ganzen scharfe Konturen gegen das Protoplasma; eigene Wandungen waren nicht nachzuweisen“. — „Hier und da sah man sie an die Zelloberfläche herantreten, um sich dort zu öffnen“ (pag. 93). Weiter sagt Retzius: „Die gewöhnliche eigentümliche kanälchenartige Beschaffenheit der von mir gefundenen Bildungen war dagegen derjenigen der von Emil

Holmgren in der Spinalganglienzelle entdeckten Kanälchen so ähnlich, dass ich sogleich an eine Übereinstimmung hinsichtlich der Natur derselben dachte. Ob aber die Gänge in den Riesenzellen als Saftwege sensu strictiori zu betrachten sind, ist indessen mehr zweifelhaft; mir scheint es wahrscheinlicher zu sein, dass sie, wie die intracellulären Gänge gewisser Drüsenzellen, Sekretgänge sind, in welchen das Protoplasma der Riesenzellen Produkte ihrer Wirksamkeit absondert, die dann nach aussen abgegeben werden“ (pag. 94). Retzius erinnert in diesem Zusammenhange an die Heidenhainsche Vermutung, dass die Aufnahme und Umarbeitung eiweissartiger Körper, welche dem Lymph- und Blutstrom entnommen werden und wieder dahin zurückkehren, die einzige Funktion der fraglichen Riesenzellen sein sollen. „Für eine derartige Funktion sprechen, sagt Retzius, nun in der That solche Bilder, wo an den Zellen ein Randsaum vorhanden ist, indem man dort oft sehen kann, dass der Inhalt der Kanälchen mit dem Randsaum zusammenhängt“ (pag. 94). Infolge eigener Erfahrung des „Randsaumes“ kann ich denselben kaum als eine Art Sekretablagerung deuten.

Ähnliche Kanälchen hat seitdem Weidenreich (71) an den „Blutlymphdrüsen“ der Ratte und an der Kaninchenmilz gesehen. Er hat jedoch dieselben nur kurz erwähnt, spricht sich aber über ihre Genese aus. „Möglich“, sagt er, „dass diese Kanälchen die Grenze zwischen den Schollen andeuten, aus denen die Riesenzellen bei ihrer Entstehung hervorgehen“ (pag. 203). Die von Weidenreich vermutliche Entstehungsweise der Kanälchen ist deshalb der Fragnitoschen hinsichtlich der Nervenzellen (S. oben!) ziemlich ähnlich.

Ich habe die Deciduazellen der weissen Maus, des Kaninchens und einiger anderen Tieren studiert, habe indessen bisher nur über diejenigen des erstgenannten Tieres etwas berichtet (Holmgren [39]). Ich habe dieselben an mit der Trichlormilchsäure-Resorcin-Fuchsin-Methode behandeltem Materiale untersucht. „Diese Deciduazellen sind an kleineren oder grösseren Strecken ihrer Oberfläche von einem Netzwerke mit meiner Methode schwarz gefärbter Stränge umgeben, die — wie ich meine — von bedeutend kleineren multipolar gestalteten Bindegewebszellen herkommen. An mehreren Stellen der Peripherie der Deciduazellen dringen aus diesem Netze Zweige in die Zellen hinein, verzweigen sich hier, um ein intracelluläres Netz darzustellen. Ich kann nichts anderes sehen, als dass wir es hier mit einem wahren, mit dem „Trophospongium“ der Nervenzellen vergleich-

baren „Trophospongium“ zu thun haben, um so viel mehr als dieses Netzwerk der Deciduazellen auch „Saftkanälchen“ bilden kann, durch Zusammenfliessen tröpfchenartiger Einlagerungen“ (pag. 437). — Die fraglichen intracellulären Netzwerke erinnern wirklich ganz auffallend an die „Trophospongien“ der Nervenzellen — wie man es auch in der bez. Mitteilung aus der beigefügten Abbildung finden kann. — Die Ähnlichkeit der „Saftkanälchen“ der Deciduazellen mit den von Retzius beschriebenen Kanälchen der Knochenmarkszellen wird jedoch, so weit nämlich meine bisherigen Erfahrungen hinreichen, zuerst bei grösseren Tieren, wie z. B. bei Kaninchen, mehr auffallend. Man könnte die Retziussche Beschreibung ebenso gut hinsichtlich der Deciduazellen des letztgenannten Tieres, als in betreff der Knochenmarkszellen benutzen! Nach Konservierung mit Sublimat oder Alkohol-Chloroform-Eisessig und Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin treten bei den Deciduazellen des Kaninchens sowohl die Kanälchen als die „Trophospongien“ gut hervor. Eine Beschreibung von dem allgemeinen Aussehen der „Saftkanälchen“ finde ich ganz unnötig, da eine solche mit der von Retzius gelieferten völlig übereinstimmen sollte. — Nach meiner Überzeugung sind die „Saftkanälchen“ der Deciduazellen mit den von Retzius an den Knochenmarkzellen und von Weidenreich an den Riesenzellen der „Blutlymphdrüsen“ und der Milz gefundenen ganz identisch. Sind sie es in der Wirklichkeit, so hätten wir indessen keinen Anlass, die Kanälchen der Knochenmarkzellen als sekretentleerende Röhrchen anzusehen, sondern sie wären vielmehr als der morphologische Ausdruck gewisser intracellulärer chemischer Stoffumwandlungen zu betrachten.

Dass endlich die Kanälchen der Deciduazellen nicht gern, wie Weidenreich von den Riesenzellen vermutet, aus den ursprünglichen Interstitien zwischen den „Schollen“, durch deren Zusammenschmelzung die riesigen Zellen entstehen sollten, hervorgehen können, scheint mir daraus offenbar zu sein, teils dass selbst vergleichsweise sehr kleine Deciduazellen mit ebenso zahlreichen Kanälchen versehen sein können, als die riesigsten derselben, teils dass die Kanälchen innerhalb protoplasmatischer Netzwerke entstehen, teils endlich, dass man oft grossen Mengen von Deciduazellen begegnet, die keine Spur von Kanälchen besitzen.

8. Ovocyten.

Endlich sei es mir gestattet, daran zu erinnern, dass Holmgren (37) einige Befunde bei den genannten Geschlechtszellen gemacht hat, die er geneigt ist, den „Trophospongien“ anderer Zellarten an die Seite zu stellen. Er hat nämlich an den Ovocyten der neugeborenen Katze nach Doppelfärbung mit Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange säurefuchsingefärbte, nach Toluidin-Erythrosin-Färbung erythrosingefärbte und nach Resorcin-Fuchsin-Färbung dunkelviolet oder schwarz gefärbte strangförmige Bildungen von aussen her in diese Zellen hineindringen gesehen. Da die centralsten Enden dieser Bildungen (dicht an den Kernen gelagert) von den anfangenden Deutoplasmaablagerungen rings herum umgeben werden, hat Holmgren dieselben mit den „Corps vittelins de Balbiani“ zusammengestellt. — Indessen erwähne ich diese Befunde nicht weiter, sondern verweise auf den Aufsatz selbst, weil aus den bisherigen von Holmgren gegebenen Beschreibungen und Abbildungen keine sicheren Schlüsse hinsichtlich der Verwandtschaft dieser Bildungen mit den wahren „Saftkanälchen“ und „Trophospongien“ gezogen werden können. Weitere Untersuchungen in der hier angedeuteten Richtung sollten jedoch vielleicht lohnend sein. — Selbst bin ich damit beschäftigt.

Haben die bisherigen Erfahrungen über die Golgi-Netze und die Holmgrenschen „Saftkanälchen“ und „Trophospongien“ einige Anhaltspunkte für die Auffassung liefern können, dass diese Bildungen in je einiger Weise zusammengehören?

1. Wie oben berichtet wurde, hat Golgi einen intracellulären Netzapparat bei den verschiedenen Nervenzellarten verschiedener Säugetiere und des Kühleins durch die Chromsilbermethode hergestellt, den auch Veratti an sympathischen und gewissen centralen Nervenzellen der Säugetiere, Holmgren, Retzius, Smirnow u. A. an spinalen Nervenzellen der Mammalien durch dieselbe Methode wiedergefunden haben. Golgi hat, wie gesagt, diese Netze nur von den Säugetieren und von dem Kühlein beschrieben, und Retzius hebt hervor, dass es ihm nicht gelungen war, dieselben an anderen Tierspecies herzu-

stellen. — Nach Golgi und Veratti tritt dieses Netzwerk ausschliesslich innerhalb des Endoplasmas auf, während das Exoplasma der fraglichen Zellen von etwaigen Teilen solcher Netzwerke völlig frei ist. Nach den übereinstimmenden Befunden von Retzius, Holmgren und Smirnow dagegen kann mitunter das Golgi-Netz durch einzelne Zweige, die das Exoplasma durchsetzen, bis an die Oberfläche der spinalen Nervenzellen heranreichen, gegen welche positiven Befunde die in dieser Hinsicht negierenden Angaben von Golgi und Veratti (die Golgi übrigens besonders betont hat) selbstfallend nur wenige Bedeutung haben können.

2. Nach Verattis Beschreibungen sollen die Netze der sympathischen Nervenzellen der Säugetiere keine Sprossungen in die Ausläufer dieser Zellen hineinsenden, während — wie Golgi nachgewiesen hat — bei den centralen Nervenzellen in der Regel typisch solche Netzfortsätze in die Dendriten weit hinein verfolgt werden können.

3. Wie Golgi es aufgezeigt hat, ist das Netz von verschiedener Gestalt, je nach dem Entwicklungsstadium des bezügl. Tieres. In fötalen Stadien liegt das vergleichsweise sehr einfache Netzwerk excentrisch an dem einen Pol des ebenfalls excentrisch lokalisierten Kernes, während bei ausgewachsenen Tieren das dichtmaschige Netz fast den ganzen Zellkörper (mit Ausnahme von dem schmalen Exoplasma) ausfüllt und rings um den Kern herum auftritt.

4. Falls man die von Golgi selbst gelieferten Abbildungen der Netze (sowohl von fötalen als von ausgewachsenen Tieren) mit denen von Retzius und Smirnow vorgelegten vergleicht, muss man, meines Erachtens, zu der Meinung geleitet werden, dass in der That zwei verschiedene (nicht aus dem resp. Entwicklungsstadium des Tieres erklärliche) Typen der Golgi-Netze existieren müssen, nämlich eine Form, wobei die einzelnen Netzteile ziemlich zart und gleich dick sind, und eine andere Form, wobei die Netzteile hier und da von kleinen Dimensionen plötzlich zum ansehnlichen Umfang anschwellen. Das Netz wird deshalb bei dem letztgenannten Typus ausserordentlich unregelmässig.

ad 1. Die hier und da netzbildenden „Saftkanälchen“ treten bei allen Nervenzellarten der verschiedensten Tiere — sowohl bei den Vertebraten als den Evertrebraten — auf und sind in typischer Weise innerhalb des tigroidführenden Endoplasmas (der „kanalikulären Zone“ Holmgrens) zu finden, während das Exoplasma (die „extrakanalikuläre Zone“ Holmgrens) nur von einzelnen Fortsätzen des Kanälchennetzes durchzogen werden kann, die bis ausserhalb der Nervenzelle hin ver-

folgt werden können. Das „Trophospongium“, aus dem die „Saftkanälchen“ hervorgehen, breitet sich auch in typischer Weise im Endoplasma aus, hängt jedoch bei den spinalen Nervenzellen durch zahlreiche einfache Fortsätze mit den intrakapsulären Zellen direkt zusammen, aus denen sie (nach Holmgrens Meinung) in der That als protoplasmatische Ausläufer ausgehen.

ad 2. Bei den sympathischen Nervenzellen der Säugetiere treten ein „Trophospongium“ und eventuell aus demselben hervorgehende Kanälchen in der Regel nur innerhalb des Zellkörpers auf; und etwaige Fortsätze dieser Bildungen in den Ausläufern der fraglichen Zellen sind kaum nachweisbar, wie auch diese Ausläufer in der Regel der Tigroidsubstanz ermangeln. — Bei den sympathischen Nervenzellen der Vögel dagegen, die bisher durch die Chromsilbermethode, wenigstens mit Erfolg, noch nicht untersucht worden sind, dringen „Trophospongien“-Verzweigungen und Kanälchen tief in die Dendriten hinein. Bei den centralen Nervenzellen der verschiedensten Vertebraten kann man die „Trophospongien“ und die „Saftkanälchen“ in die Dendriten weit hinein verfolgen.

ad 3. Bei neugeborenen Tieren liegt in der Regel (obwohl gewiss nicht immer, selbst nicht immer bei 4 monatlichen menschlichen Embryonen — Smirnow) der Kern der Nervenzelle excentrisch, infolge dessen das in diesem Entwicklungsstadium auffallend einfach gebaute „Trophospongium“ und die zugehörigen Kanälchen an dem einen Pol des Kernes zu liegen kommen. Bei ausgewachsenen Tieren dagegen liegt in der Regel der Kern mehr oder weniger central, und die viel dichtmaschigeren „Trophospongien“ und die damit auch viel zahlreicheren „Saftkanälchen“ treten um den ganzen Kern herum, das in diesem Entwicklungsstadium viel breitere Endoplasma ausfüllend.

ad 4. Die „Saftkanälchen“ der „Trophospongien“ treten bei den spinalen Nervenzellen in zwei verschiedenen Typen auf, nämlich teils als sehr feine und mehr parallelwändige Bildungen, die, falls die meisten Teile der „Trophospongien“ in „Saftkanälchen“ übergegangen waren, ein zartes und ziemlich gleichförmiges Kanälchennetz darstellen, teils (in anderen Zellen) als hier und da stark dilatierte Spalten, wodurch das Kanälchennetz ein sehr unregelmässiges Aussehen bekommt.

Wie aus dem vorgelegten Vergleich zu sehen ist, haben die Golgi-Netze und die Holmgrenschen „Saftkanälchen“ und „Trophospongien“ viel Gemeinsames. Die Übereinstimmung scheint mir indessen durch das Verhalten einen noch festeren Boden zu gewinnen, dass es Holmgren gelungen ist, kanälchenbildende „Trophospongien“ auch

bei solchen Epithelien wiederzufinden, bei denen besonders Negri durch die Chromsilbermethode hat Netzwerke darstellen können, die an die Golgi-Netze sehr erinnern. Diese „Trophospongien“ und diese Negri-Netze (bei den Pankreaszellen, Parotiszellen, Thyroideazellen und Nebenhodenzellen) sind ganz übereinstimmend und eigenartig lokalisiert, indem sie alle beide zwischen Kern und Drüsenlumen liegen. Diese so typische und übereinstimmende Lokalisation ist ja allzu frappant, um nicht eine grosse Bedeutung und Aufmerksamkeit bei der vorliegenden Frage zu verdienen. Ich wage selbst so weit zu gehen, dass ich behaupte, dass zuerst durch den von Holmgren gelieferten Nachweis des „Trophospongiums“ bei diesen Drüsenzellen man einen schwerwiegenden Beleg hat bekommen für die vermutliche Identität der Golgischen und der Negrischen Netzwerke.

Die von Pensa an den Hyalinknorpelzellen und die von Veratti an den quergestreiften Muskelzellen hergestellten Chromsilbernetze können in diesem Zusammenhange aus leicht einzusehenden Gründen nicht mitgenommen werden. Dasselbe gilt auch hinsichtlich der von Holmgren gefundenen „Saftkanälchen“ der Leberzellen, der Darm- und Magenepithelzellen, der Nebennierenzellen, der Uteruszellen, der Deciduazellen und der Lebergangsepithelzellen und der von Retzius zuerst beschriebenen Kanälchen der Knochenmarkszellen.

Falls es deshalb nach meiner Überzeugung als ziemlich sicher angesehen werden muss, dass die kanälchenbildenden „Trophospongien“ mit dem „Apparato reticolare interno“ viel zu thun haben, so scheint mir die Frage, ob der Apparat mit den protoplasmatischen „Trophospongien“ selbst oder nur mit deren „Saftkanälchen“ am nächsten zu vergleichen sei, einigermassen schwieriger zu sein, in befriedigender Weise zu beantworten. — Meines Erachtens sprechen jedoch einige beachtungswerte Momente mit grosser Wahrscheinlichkeit dafür, dass die Golgi-Netze nicht mit den protoplasmatischen „Trophospongien“ selbst, sondern mit den „Saftkanälchen“ identisch sein sollen. Was für eine solche Meinung vielleicht am meisten im Wege stehen könnte, ist die grosse Dichtigkeit der Netze, die an den von Golgi hergestellten Präparaten zu sehen ist. Dabei ist jedoch zu bedenken, teils dass die Präparate, an denen die „Trophospongienkanälchen“ zu sehen sind, nur 3 bis höchstens 5 μ dick sind, infolgedessen nur Bruchstücke des ganzen Kanälchennetzes in einem einfachen Zellschnitt beobachtet werden können, während dagegen die Golgi-Präparate viel dicker sein müssen, weil der ganze Netzapparat der Nervenzellen bei ihnen hervortritt, — teils auch, dass in gewissen und nicht allzu seltenen Fällen — wie man es

aus Serienschnitten leicht beurteilen kann — fast sämtliche Teile der „Trophospongien“ verflüssigt werden, in „Saftkanälchen“ übergehen können, wodurch oft sehr dichte Kanälchennetze zu stande kommen. (Vergl. Holmgren [38]; Tafel 25/26 Figg. 39 und 41.) — Wir haben oben erfahren, dass sowohl die Golgi-Netze wie die Kanälchennetze in zwei verschiedenen Formen hervortreten können, nämlich teils als zarte, mehr gleichmässige, und teils als sehr unregelmässig gestaltete Netze. Eine ähnliche Zerteilung der „Trophospongien“-Netze lässt sich jedoch niemals bewerkstelligen. Diese Netze sehen immer völlig gleich aus. — Falls übrigens die Golgi-Netze (wie dieselben von Golgi selbst gezeichnet worden sind) in der That den protoplasmatischen „Trophospongien“ und nicht nur ihren Kanälchen entsprechen sollten, wäre es sehr schwierig zu verstehen, warum Golgi an seinen so ausgezeichnet und vollständig gefärbten Präparaten niemals Verbindungen nach aussen hat wahrnehmen können, da solche Verbindungen der „Trophospongien“ bei der einzelnen Nervenzelle jedoch thatsächlich so zahlreich sind. Dagegen ist das Verhalten gewiss nicht immer (obwohl ziemlich gewöhnlich) vorhanden, dass „Saftkanälchen“ bis an die Oberfläche oder selbst bis ausserhalb der Nervenzelle verfolgbar sind, was ja an die Befunde von Retzius, Holmgren und Smirnow an chromsilbergefärbten Nervenzellen sehr erinnerte.

Vorausgesetzt, dass die von mir hier wiederholte Meinung richtig ist, dass die Golgi-Netze den „Saftkanälchen“ entsprechen mögen, so wären die von Golgi und auch von Retzius an Chromsilberpräparaten gemachten Befunde von nur gruppenweise, nicht kontinuierlich hervortretenden schwarzen Netzteilen leicht zu erklären, ohne dass man sich hierbei Golgis Auffassung notwendigerweise anschliessen brauchte, dass nämlich solche Golgi-Netze ausschliesslich aus einer ungenügenden Färbung herzuleiten wären. Es sollte sich meines Erachtens ebenso gut vermuten lassen, dass ähnliche Bilder die treue, vollständige Wiedergabe einer unvollständigen, nur stellenweise vorfindlichen Kanalisierung des „Trophospongium“-Netzes darstellen könnten. Solche sporadische „Saftkanälchen“ sind ja nämlich sehr allgemein.

Ich finde, dass alle billigen Gründe dafür sprechen, dass die Golgi-Netze den Holmgrenschen „Saftkanälchen“, dass die Golgi-Netze nur den verflüssigten Teilen der „Trophospongien“ entsprechen sollen.

Zuletzt sei es mir noch gestattet, an die Golgische Vermutung wiederum zu erinnern, dass der „Apparato reticolare interno“ der Nervenzellen mit den binnenzelligen Sekretkapillaren der Fundusdrüsen zu vergleichen wäre, woraus zu folgern wäre, dass die „Saftkanälchen“ der Nervenzellen (da Kanälchen anderer Art nicht zu sehen sind) auch zu solchen Kapillaren gerechnet werden müssten. Eine solche Auffassung muss indessen aus drei wichtigen Gründen als kaum richtig angesehen werden. Teils haben, wie Holmgren gezeigt hat, die „Saftkanälchen“ eine ganz besondere Genese und auch ganz andere Beziehungen zu extracellulären Bildungen, als die fraglichen Kapillaren, teils haben die Befunde von den Leberzellen des Igels auf das deutlichste dargelegt, dass innerhalb einer und derselben Zellart sowohl binnenzellige Sekretkapillaren als „Saftkanälchen“ vorhanden sein können, die in keiner Weise miteinander in Verbindung stehen, teils endlich hat Golgi selbst hinsichtlich des von Negri durch die Chromsilbermethode hergestellten „Apparato reticolare“ der Pankreas- und Parotiszellen besonders betont, dass dieses Chromsilbernetz mit dem Drüsenlumen in keinem nachweisbaren Zusammenhange stehen soll. Golgi selbst will nämlich den „Apparato reticolare“ der Nervenzellen mit demjenigen der Drüsenzellen gleich setzen. — Selbst falls das Unwahrscheinlichste zur Wahrscheinlichkeit würde, dass die Golgi-Netze mit den „Saftkanälchen“ gar nichts zu thun hätten, müssten jedoch jedenfalls die Befunde von den Leberzellen davor warnen, ohne weiteres die Golgi-Netze oder die „Saftkanälchen“ mit den binnenzelligen Sekretkapillaren zu vergleichen, was man — wie ich vielfach erfahren habe — oft hat thun wollen. Bei einer ideellen Zelle mit einem Kanälchensystem ist man — wie ich vermeine — nicht berechtigt, nur aus aprioristischen Gründen die vorliegenden Kanälchen als der einen oder der anderen Art angehörend zu erklären.

Wollte man den „Apparato reticolare interno“ nicht als mit den „Saftkanälchen“ identisch ansehen, so wäre dieses Netz bisher ganz unklärlich. Über die Natur der Golgischen Befunde könnten wir in solchem Falle gar nichts aussagen. — Der Holmgrensche Befund von „Saftkanälchen“ erweitert dagegen unsere cytologischen Anschauungen in nicht unbedeutender Weise. Man mag sich nämlich der Holmgrensen Auffassung anschliessen oder nicht, dass die „Trophospongien“, aus denen die „Saftkanälchen“ infolge

einer Verflüssigung der verschiedenen Netzteile hervorgehen, exogen sind, aus anderen Gewebselementen herkommen, die Thatsache steht doch fest, dass durch die von Holmgren gemachten Arbeiten und Entdeckungen eine verständliche und manche Fragen beleuchtende Erweiterung der gegenwärtigen Zellenlehre beigebracht worden ist. Denn es ist durch dieselben aufgezeigt worden, teils dass eine vorher völlig unbekannte und ungeahnte Art von binnenzelligen, kanälchenartigen Bildungen, um welche herum ergastische Ablagerungen stattfinden können, bei den verschiedensten Zellkategorien, die doch einer höheren physiologischen Dignität sind, vorhanden sein kann, teils dass dieselben Zellformen, auch mit einer besonderen Organisation („Trophospongium“) ausgestattet sind, aus welcher die „Saftkanälchen“ hervorgehen, und durch welche gewisse, wahrscheinlich physiologisch hochwertige Stoffwechselprozesse eingeleitet oder dirigiert werden. Ich sage, dass es Zellen von höherer physiologischer Dignität sind, die „Trophospongien“ besitzen; denn eine solche Organisation ist bisher, trotz der von mir betriebenen eifrigsten Studien, nicht möglich gewesen, entweder bei den geschichteten Epithelien noch bei den mechanischen und diesen nahestehenden Geweben nachzuweisen; und es lässt sich auch, wenigstens in betreff der letztgenannten Gewebe, aus den bekannten morphologischen Charakteren der Knochenzellen u. s. f. vielleicht folgern, dass solche „Saftkanälchen“ an diesen Zellkategorien kaum vorhanden sein können. Besonders interessant ist ja, dass gewisse Derivate der Bindegewebsgruppe, wie die Riesenzellen des Knochenmarkes und die Deciduazellen, die besonderen, vergleichsweise hohen physiologischen Funktionen gewiss dienen, auch zu einer erhöhten morphologischen Stufe aufgerückt sind, indem sie genuine „Saftkanälchen“ in reichlichster Weise besitzen können. — Die von Holmgren (36, 38) entworfene hypothetische Zergliederung der Körperzellen in einer ersten (Zellen von einer höheren physiologischen und damit auch höheren morphologischen Dignität) und eine zweite (niedere) Ordnung muss deshalb — so weit die bisherigen Erfahrungen hinreichen — als ziemlich wohl begründet angesehen werden.

VII. Sehorgan.

Von

E. Kallius, Göttingen.

Mit 4 Abbildungen im Text.

Litteratur.

1. Adachi, B., Anatomische Untersuchungen an Japanern. 1. Über den harten Gaumen. 2. Muskeln des Augapfels. 3. Muskelvarietäten. Zeitschr. f. Morphologie u. Anthropologie. Bd. 2.
2. Allis, The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in *Amia calva*. Journ. of Morphol. Vol. XII. 1898.
3. Allis, Phelps, An Abnormal *Musculus obliquus superior* in *Carcharias*. 1 Fig. Anat. Anz. Bd. 16, Nr. 24, pag. 605—607. 1899.
4. Allis Edward Phelps, The Lateral Sensory Canals, the Eye-Muscles, and the Peripheral Distribution of certain of the Cranial Nerves of *Mustelus laevis*. 3 Taf. Quart. Journ. of Micr. Sc., N. Ser. Nr. 178 (Vol. 45, Part. 2). pag. 87—236. 1902.
5. Alt, Ad., Original Contributions concerning the glandular structures appertaining to the human Eye and its Appendages. 36 Taf. Transactions of the Academy of scienc. of St. Louis. Vol. 10. 1900. Nr. 8. pag. 185—207.
6. Axenfeld, Th., Über die feinere Histologie der Thränendrüse, besonders über das Vorkommen von Fett in den Epithelien. 2 Taf. (4 Fig.) Ber. üb. d. 28. Vers. d. Ophthalmol. Ges. Heidelberg 1900, Wiesbaden 1901. pag. 160—169.
7. Bach, Ludwig, Experimentelle Untersuchungen über den Verlauf der Pupillarfasern und das Reflexcentrum der Pupille. 1 Taf. Ber. üb. d. 27. Vers. d. Ophthalmol. Ges. Heidelberg 1898. Wiesbaden 1899. pag. 98—107.
8. Derselbe, Zur Lehre von den Augenmuskellähmungen und den Störungen der Pupillenbewegung. Eine vergleichende und pathologisch-anatomische, experimentelle und klinische Studie über die Augenmuskelerne, das Ganglion ciliare, die Reflexbahnen und das Reflexcentrum der Pupille. Hälfte 1. 1. Vergleichend-anatom. Teil. 4 Taf. Graefes Arch. f. Ophthalm. Bd. 47. Abt. 2, pag. 339—386.
9. Derselbe, Weitere Untersuchungen über die Kerne der Augenmuskeln. Graefes Arch. f. Ophthalm. Bd. 49. pag. 266—302. 1900.

10. Bach, Ludw., Erwiderung auf die Bemerkungen zu L. Bachs Arbeit: „Zur Lehre von der Augenmuskellähmung etc.“ des Herrn Dr. St. Bernheimer. v. Graefes Arch. f. Ophthalm. Bd. 78. Abt. 2. pag. 463.
11. v. Bechterew, W., Über pupillenverengernde und Accommodationscentra der Grosshirnrinde. Neurol. Centralbl. 1900. pag. 386—388.
12. Bernhardt, M., Notiz über Mitbewegungen zwischen Lid und Nasenmuskulatur. Berliner klin. Wochenschr. Jg. 38, Nr. 32, pag. 829—830.
13. Bernheimer, St., Das Wurzelgebiet des Oculomotorius beim Menschen. Wiesbaden, J. F. Bergmann 1894.
14. Derselbe, Ein Beitrag zur Kenntnis der Beziehungen zwischen dem Ganglion ciliare und der Pupillarreaktion. Graefes Arch. f. Ophthalm. Bd. 44. pag. 526.
15. Derselbe, Die Reflexbahn der Pupillarreaktion. v. Graefes Arch. f. Ophthalm. Bd. 47. 1898.
16. Derselbe, Experimentelle Studien zur Kenntnis der Bahnen der synergischen Augenbewegungen beim Affen und der Beziehungen der Vierhügel zu denselben. 1 Fig. Sitzungsber. k. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturw. Kl. 1899. Wien, C. Gerolds Sohn in Komm. (19 S.)
17. Derselbe, Experimentelle Studien zur Kenntnis der Innervation der inneren und äusseren vom Oculomotorius versorgten Muskeln des Auges. Graefes Arch. f. Ophthalm. Bd. 44, 3 u. Bericht d. 26. Versamml. d. ophthalm. Gesellsch. f. Heidelberg. 1897.
18. Derselbe, Bemerkungen zu Bachs Arbeit: „Zur Lehre der Augenmuskellähmungen etc.“ v. Graefes Arch. f. Ophthalm. Bd. 48. 1899.
19. Derselbe, Die Wurzelgebiete der Augennerven, ihre Verbindungen und ihr Anschluss an die Gehirnrinde. Graefe-Saemisch Handbuch d. Augenheilkunde. 2. Aufl. Kap. VI. pag. 1—115.
20. Bietti, Amilcare, Anatomische Untersuchungen über die Regeneration der Ciliarnerven nach der Neurectomia optico-ciliaris beim Menschen. 2 Taf. u. 4 Fig. Graefes Arch. f. Ophthalm. Bd. 49, Abt. 1, pag. 190—232. 1899.
21. Corning, H. K., Über einige Entwicklungsvorgänge am Kopfe der Anuren. Morph. Jahrbuch. Bd. 27. H. 2. pag. 173—241. Mit 2 Taf. 1899.
22. Derselbe, Über die Entwicklung der Kopf- und Extremitätenmuskulatur bei Reptilien. Morphol. Jahrb. Bd. 28. H. 1. pag. 28—104. Taf. III—VI. 1899.
23. Derselbe, Über die vergleichende Anatomie der Augenmuskulatur. Mit 2 Taf. Morphol. Jahrb. Bd. 29. 1902. pag. 97—140.
24. Cramer, A., Das hintere Längsbündel, Fasciculus longitudinalis posterior nach Untersuchungen am menschlichen Fötus, Neugeborenen und ein bis drei Monate alten Kindern. Anat. Hefte. H. 41. Bd. 13. H. 1. 1899.
25. Crevatin, F., Su di alcune particolari forme di terminazioni nervose nei muscoli che muovono l'occhio (Rend. d. R. Accad. d. Sc. d. Institut. di Bologna, sed. d. 16 dicembre 1900). Bull. d. Sc. med. Anno 72. Ser. 8. Vol. 1. Fasc. 2. pag. 103—104. (Nicht zugänglich.)
26. Deenecke, F. W., Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Augenlider beim Vogel und Haifisch. 14 Fig. Diss. med. Leipzig 1899. (45 pag.) 8°.
27. Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. 18.—21. Mitteil. a. d. zool. Station zu Neapel. XV. pag. 1—279. Berlin 1901.
28. Ferron, M., Les nerfs de l'orbite; leurs paralysies dans les traumatismes du crâne. Thèse de doctorat en méd. Lyon 1901. (240 pag.) 8°. (Noch nicht zugänglich.)
29. Fischer, E., Beitrag zur Kenntnis der Nasenhöhle und des Thränenausganges der Amphibiden. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 55. pag. 441—478.

30. Fritz, K. W., Untersuchungen über das Ganglion ciliare. 2 Taf. Diss. Marburg 1899. (44 pag.) 8°.
31. Fürbringer, Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschr. für Gegenbaur. Bd. 3. pag. 349—799. 1897.
32. Derselbe, Morphologische Streitfragen. 1. Nervus trochlearis. Morphol. Jahrb. Bd. 30. 1/2. pag. 85—144. 1902.
33. Froriep, A., Zur Entwicklungsgeschichte der Kopfnerven. 1. Über die Entwicklung des Trochlearis von Torpedo. Verhandl. d. anat. Gesellsch. auf d. 5. Vers. in München. pag. 55—60. Jena 1891.
34. Fumagalli, A., Über die feinere Anatomie des dritten Augenlides. 2 Taf. Internat. Monatschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 16. H. 7/8. pag. 129—139.
35. Derselbe, Sulla fina anatomia della terza palpebra. Rendic. XV. Congr. Assoc. Oftalm. Ital. Torino (1898). Boll. di Oculistica. Anno 19. Nr. 22. pag. 175.
36. Derselbe, Sulla distribuzione e terminazione dei nervi nelle palpebre del coniglio. 2 Taf. Arch. per le Sc. med. Vol. 22. Fasc. 3. 1898. pag. 243—251.
37. Gallemaerts, Sur les ganglions ophthalmiques accessoires. Bull. de l'Acad. R. de méd. de Belgique. T. 13. Nr. 3. 1899. (Nicht zugänglich.)
38. Gad, S., Ein Beitrag zur Kenntnis der Bewegung der Thränenflüssigkeit und der Augenlider. Beiträge z. Physiol. Festschr. f. A. Fick. Braunschweig 1899. pag. 31—52.
39. Giuffrida-Ruggeri, V., Contributo alla morfologia dello scheletro facciale. Sui tipi facciali emiliani e sulle varietà morfologiche delle orbite. 2 Taf. Rivista. sperim. di Freniatria. Vol. 28. Fasc. 1. pag. 95—103. 1900. (Nicht zugänglich.)
40. Göppert, E., Der Musculus obliquus superior oculi der Monotremen. Morphol. Jahrb. Bd. 21. H. 21. pag. 278—280.
41. Greeff, Richard, Der Bau der Augenlider. 110 × 57 cm. Farbendruck. Mit Text an den Seiten (Unterrichtstafeln, augenärztl., hrg. v. H. Magnus. H. 23). Breslau, Kern. M. 6.—. (Nicht zugänglich.)
42. Grosser, O., Zur Anatomie der Nasenhöhle und des Rachens der einheimischen Chiropteren. Morphol. Jahrb. Bd. 29. pag. 1—77.
43. Grunert, K., Die Lymphbahnen der Lider. Ber. üb. d. 29. Vers. d. ophthalmol. Ges. Heidelberg 1891. Wiesbaden 1892. pag. 201—204.
44. Haller, B., Vom Baue des Wirbeltiergehirns. I. Salmo und Scyllium. Morphol. Jahrb. Bd. 26. pag. 345—641. 1898, cf. auch ibid. Bd. 28. 1900.
45. Hansell, H. F., A Practical Handbook on the Muscular Anomalies of the Eye. Illustr. Philadelphia, Blakiston Son u. Co. 1899. (Nicht zugänglich.)
46. Harman, N. Bishop, The Palpebral and Oculomotor Apparatus in Fishes. Observations on Morphology and Development. 6 Taf. Journ. Anat. and Physiol. Vol. 34. N. Ser. Vol. 14. Part. 1. Oct. pag. 1—40. 1899.
47. Hertel, E., Ueber die Folgen der Exstirpation des Ganglion cervicale supremum bei jungen Tieren. Graefes Arch. f. Ophthalm. Bd. 49. pag. 430—447. 1900.
48. Derselbe, Beitrag zur pathologischen Anatomie der Thränensackerkrankungen. Arch. f. Ophthalm. Bd. 48. pag. 21—58.
49. His, W., Zur Geschichte des Gehirns, sowie der centralen und peripherischen Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. Abhandl. d. math.-phys. Kl. d. k. sächs. Gesellsch. d. Wiss. Bd. 14. Nr. 7, pag. 34—392. Leipzig 1888.
50. Hočevár, Mathias, Zur Topographie der Thränendrüse und tubulo-acinöser Drüsen der Augenlider des Menschen. Wiener med. Wochenschr. Jg. 50. Nr. 49. pag. 2329—2334. Nr. 50. pag. 2375—2379.
51. Howard, A Practical Handbook on the Muscular Anomalies of the Eye. 1 Taf.

- u. 28 Fig. Philadelphia, P. Blakiston Son & Co. (182 pag.) 8°. 1899. (Nicht zugänglich.)
52. Huber, G. Carl, Sensory Nerve Terminations in the Tendons of the extrinsic Eye-Muscles of the Cat. 1 Taf. Journ. Comp. Neurol. Vol. 10. Nr. 2. pag. 152—158.
 53. Derselbe, A note an sensory nerve-endings in the extrinsic Eye muscles of the Rabbit. Atypical motor-endings of Retzius. With 3 figures. Anat. Anz. Bd. 15. pag. 334—342. 1899.
 54. Iwanowsky, A. A., Zur Frage über die Formvariationen der Lidpalten. Nachr. d. k. Ges. d. Freunde d. Naturkunde, Anthropologie u. Ethnologie d. Universität Moskau. Bd. 95. Arb. anthrop. Sekt. Bd. 19. Moskau 1899. pag. 221—222. (Citirt nach H. Virchow in Schwalbes Jahresbericht 1899.)
 55. Kallius, E., Sehorgan. 36 Fig. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 10. 1900. pag. 367—486.
 56. v. Koelliker, A., Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 6. Aufl. Bd. 2. pag. 1. 1893—1896.
 57. Köster, G., Klinischer und experimenteller Beitrag zur Frage der Thränenabsonderung. Neurol. Centralbl. Bd. 19. pag. 1050—1055.
 58. Kolossow, Eine Untersuchungsmethode des Epithelgewebes, besonders der Drüsen-epithelien etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 52. pag. 1.
 59. Lafite-Dupont, La glande infra-orbitaire et la boule graisseuse de Bichat. 1 Fig. Bibliogr. anat. T. 8. Fasc. 5. pag. 285—296. 1899.
 60. Lamb, Arthur B., The Development of the Eye Muscles in Acanthias. 9 Fig. The Amer. Journ. of Anat. Vol. 1. Nr. 2. pag. 185—202. (Nicht zugänglich.)
 61. Landolt, H., Über die Innervation der Thränendrüse. Habilitationsschr. Strassburg 1900.
 62. Langendorff, O., Zur Verständigung über die Natur des Ciliarganglions. Klin. Monatsblätter f. Augenheilk. Jahrg. 38. Mai. pag. 307—314. 1900.
 63. Derselbe, Über Beziehungen der oberen sympathischen Halsganglien zum Auge etc. Klin. Monatsbl. Bd. 38. pag. 129—159.
 64. Derselbe, Zur Deutung der „paradoxen“ Pupillenerweiterung. Ebenda. pag. 823—827.
 65. Ledouble, De la possibilité du développement dans l'espèce humaine du muscle oblique supérieur de l'oeil des vertébrés inférieures à l'ordre des mammifères. Compt. Rend. 13 Congr. internat. de Méd. Paris 1900. Section d'Anat. disp. et comp. pag. 15—19.
 66. Derselbe, De la possibilité du développement dans l'espèce humaine du muscle oblique supérieur de l'oeil des vertébrés inférieurs à l'ordre des mammifères. 8 Fig. Bibliogr. anat. T. 9. Fasc. 1. pag. 23—29.
 67. Derselbe, Essai sur la morphogénie et de les variations du lacrymal et des osselets péri-lacrymaux de l'homme. 21 Fig. Bibliogr. anat. T. 8. Fasc. 3. pag. 109—182. 1900.
 68. Levinsohn, G., Über den Einfluss der Lähmung eines Irismuskels auf seinen Antagonisten. Klin. Monatsbl. f. Augenheilk. Bd. 38. pag. 625—634. 1900.
 69. Derselbe, Über das Verhalten der Nervenendigungen in den äusseren Augenmuskeln des Menschen. Ber. 29. Vers. d. ophthalm. Ges. Heidelberg 1901. pag. 255—256.
 70. Derselbe, Über das Verhalten der Nervenendigungen in den äusseren Augenmuskeln des Menschen. 1 Taf. Graefes Arch. f. Ophthalm. Bd. 53. H. 2. pag. 295—305.
 71. Löwenthal, Notiz über die Harder'sche Drüse. Anat. Anz. Bd. 7. 1892.
 72. Derselbe, Beitrag zur Kenntnis der Harder'schen Drüse bei den Säugetieren. Ebenda.

73. Löwenthal, Drüsenstudien. I. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. 1896.
74. Derselbe, Drüsenstudien. II. Die Glandula infraorbitalis und eine besondere der Parotis anliegende Drüse bei der weissen Ratte. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 56. pag. 535—552.
75. Lutz, A., Beiträge zur Kenntnis des dritten Augenlids. Dissert. Giessen 1898. (32 pag.) 8°.
76. Martin, P., Die erste Entwicklung der Kopfnerven der Katze. Österreichische Monatsschr. f. Tierheilk. Bd. 15. Nr. 8. pag. 337—363 u. Nr. 9. pag. 385—396. Wien 1890.
77. Merkel, Fr., u. Kallius, E., Makroskopische Anatomie des Auges, in: Graefe, Alfred, u. Saemisch, Theodor, Handbuch d. gesamten Augenheilk. Aufl. 2. Lief. 31. Bd. 1. Kap. 1. pag. 161—226. Mit Fig.
78. Miessner, Die Drüsen des dritten Augenlides einiger Säugetiere. 2 Taf. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk. Bd. 26. H. 2/3. pag. 122—154. 1900.
79. Noll, A., Morphologische Veränderungen der Thränendrüse bei der Sekretion. Zugleich ein Beitrag zur Granulalehre. Habilitationsschr. Jena 1901. (68 pag.) 9°.
80. Nussbaum, Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges. Graefe-Saemisch Handbuch d. gesamten Augenheilk. 2. Aufl.
81. Derselbe, Entwicklung der Augenmuskeln bei den Wirbeltieren. Sitzungsber. d. niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilk. Bonn 1899. Sitzg. v. 15. Mai 1899. Citirt nach d. Bericht von Sobotta. Zeitschr. f. Augenheilk. 1901. pag. 141.
82. Pagano, G., Ancora sulle fibre associative periferiche dei nervi ottici. Atti d. R. Accad. d. Sc. mediche 1899. pag. 94. Palermo 1900. (Nicht zugänglich.)
83. Piltz, J., Contribution à l'étude des voies centrales des nerfs moteurs de l'oeil. Rev. neurol. N. Ser. Vol. 8. 1900. pag. 684—686. (Nicht zugänglich.)
84. Platt, Julia B., A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Head. based af a study af *Acanthias vulgaris*. Journ. of Morphol. Vol. V. pag. 79—112. Boston 1891.
85. Peters, A., Beitrag zur Kenntnis der Harderschen Drüse. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 36. 1890.
86. Rabl, C., Theorie des Mesoderms I. Morphol. Jahrbuch. Bd. 15. pag. 113—252. Leipzig 1889.
87. Rex, H., Über das Mesoderm des Vorderkopfes der Ente. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 50. 1897.
88. Derselbe, Zur Entwicklung der Augenmuskeln der Ente. 2 Taf. u. 2 Fig. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 57, 1901. H. 2. pag. 229—271.
89. Ridewood, W. G., On the eyelid muscles of the carchariidae and scyllium; a contribution to the morphology of the nictitating membran of sharks. Journ. of Anat. Vol. 33. pag. 228—242.
90. Rochon-Duvigneaud, Dilatation des voies lacrymales chez les fœtus et le nouveau-né consécutive à l'imperforation de leur orifice inférieur. Conditions anatomiques qui favorisent la dacryocystite congénitale. 5 Fig. Arch. d'ophthalm. 1899. Nr. 2. pag. 87—89.
91. Derselbe, Recherches sur l'anatomie et la pathologie des voies lacrymales chez l'adulte et le nouveau-né. 13 Fig. Archives d'Ophthalmol. T. 20. Nr. 5. pag. 241—272. 1900.
92. Rouvière, H., Contribution à l'étude des insertions postérieures des muscles de l'oeil. 4 Taf. Nouveau Montpellier méd. 1900. Nr. 9. pag. 257—267. (Nicht zugänglich.)
93. Schoute, J., Canalicule lacrymal surnuméraire. Arch. d'Ophthalm. T. 21. Nr. 6. pag. 320—323.

94. Spitzer, Ein Fall von Tumor am Boden der Rautengrube. Beitrag zur Kenntnis des hinteren Längsbündels. Arbeiten aus Obersteiners Institut f. Anat. u. Physiol. d. Centralnervensystems. H. 6. 1899.
95. Stanculeanu, G., Recherches sur le développement des voies lacrymales chez l'homme et chez les animaux. 10 Fig. Arch. d'Ophthalm. 1900. Nr. 3. pag. 141—153. (Stanculeanu hat an einigen Säugetier- und menschlichen Embryonen die Entwicklung der Thränenwege untersucht, ohne zu neuen Ergebnissen zu kommen, die einigermaßen von Bedeutung wären.)
96. Derselbe, Le développement des voies lacrymales chez l'homme et chez les animaux. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. T. 52. Nr. 9. pag. 214—216. 1900.
97. Stilling, J., Zum Faserverlauf der Augennerven. Zeitschr. f. Augenheilk. Bd. 4. H. 3. pag. 212—213. 1900.
98. Schwalbe, G., Das Ganglion oculomotorii. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft. Bd. 12. pag. 173—268. Jena 1879.
99. Sherrington, C. S., On the Reciprocal Innervation of Antagonistic Muscles. Fifth Note. Proceedings of the Royal Society of London. 29. XI. 1898. Bd. 64. 1899.
100. Derselbe, Further note on the sensory nerves of the eye muscles. Proceedings of the Royal Society of London. Vol. 64. 1898—99.
101. Silex, P., Über die centrale Innervation der Augenmuskeln. Nach gemeinschaftlich mit Dr. R. Du Bois-Reymond ausgeführten Untersuchungen. Bericht der 27. Versamml. d. ophthalm. Gesellsch. zu Heidelberg. 1898. Wiesbaden, Bergmann 1899.
102. Szakall, Beiträge zur Anatomie der Thränenkarunkel bei unseren Haussäugetieren. Arch. f. wissenschaft. u. prakt. Tierheilk. Bd. 26. pag. 456—471. 1900.
103. Szili, Aurel, Über einen merkwürdigen Fall von Haarbildung unter der Conjunctiva des Oberlides. 1 Fig. Graefes Arch. f. Ophthalm. Bd. 49. Abt. 2. pag. 380—386. 1899. (In einem Acinus einer Meibomschen Drüse lagen mehrere stark zusammengerollte Haare, die jedenfalls auf einen an jenem Orte zurückgebliebenen epidermoidalen Keim zurückzuführen sind. In diesem Sinne wäre das Objekt als eine Dermatozyste aufzufassen, die an diesem höchst ungewöhnlichen Orte zur Entwicklung gelangt ist.)
104. Taddei, D., Contributo alla conoscenza isto-fisiologica della ghiandola dell' Harder nel coniglio. 1 Taf. Arch. per le Sc. med. Vol. 24. Fasc. 3. pag. 319—336. (Nicht zugänglich.)
105. Derselbe, Contributo alla conoscenza isto-fisiologica della ghiandola di Harder. Gazz. d. Ospedali e d. Cliniche 1900. Nr. 45. 10 pag. (Nicht zugänglich.)
106. De Waele, H., Recherches sur l'anatomie comparée de l'oeil des Vertébrés (avec Pl. I—V et 2 Fig.). Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 19. 1901. pag. 1—67.
107. Weil, Richard, An Anomaly in the Internal Course of the Trochlear Nerve. 1 Taf. Journ. Comp. Neurol. Vol. 9. Nr. 1. pag. 35—37. 1899. (Nicht zugänglich.)
108. van Wijhe, J. W., Über die Kopfsegmente und die Phylogenie des Geruchsorganes der Wirbeltiere. Zool. Anz. Bd. 9. pag. 678—682. Leipzig 1886.
109. Wilbrand, H. u. Sanger, A., Die Neurologie des Auges. Bd. 2. Die Beziehungen des Nervensystems zu den Thränenorganen, zur Bindehaut und zur Hornhaut. 49 Fig. Wiesbaden, Bergmann. (XXXVI, 324 pag.)
110. Workman, The Ophthalmic and Eye Muscle Nerves of the Cat-fish (Amiurus). Journ. of comp. neur. Vol. 10. Nr. 4. Dec. 1900.
111. Zabel, Erich, Varietäten und vollständiges Fehlen des Thränenbeins beim Menschen. 4 Taf. Anat. Hefte. Abt. 1. Arb. a. anat. Inst. H. 47. (Bd. 15. H. 1). pag. 153—201. 1900.

112. Zimmermann, K. W., Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 52. pag. 552.
 113. Derselbe, Über Kopfhöhlenrudimente beim Menschen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 53. 1898.

Inhalts-Verzeichnis.

	pag.
I. Augenmuskeln und Nerven	337
a) Entwicklung	339
b) Vergleichende Anatomie	343
c) Varietäten	350
d) Nervus trochlearis und Musculus obliquus superior	352
e) Wurzeln und Kerne der Augenmuskelnerven	357
f) Hinteres Längsbündel	361
g) Beziehung zur Hirnrinde	364
h) Pupillarfaser und Centrum der Pupillenreflexe	371
i) Ciliarganglion und Sympathicus	373
k) Ciliarnerven (Regeneration)	376
II. Augenlider	376
a) Lymphgefäße	377
b) Entwicklung der Lider	378
c) Anthropologie der Lidspalte	381
d) Bewegungen der Lider	382
III. Drüsen	384
a) Membrana nictitans	384
b) Hardersche Drüse. Bau und Entwicklung	386
c) Andere Orbitaldrüsen	390
d) Thränendrüse. Fettgehalt	392
e) Sekretorische Veränderung der Zellen	393
f) Topographie der Thränen- und Augenliddrüsen	398
g) Innervierung der Thränendrüse	400
h) Thränen ableitende Wege	401
i) Caruncula lacrimalis	401
k) Thränennasengang	402
l) Thränenbein	403

In unmittelbarer Fortsetzung des Berichtes vom vergangenen Jahre, in dem der Bulbus in seinen einzelnen Abschnitten besprochen war, sollen diesmal die Anhangsgebilde des Auges, die Muskeln mit ihren Nerven, die Lider und die Drüsen besprochen werden.

I. Augenmuskeln und Nerven.

Die Augenmuskeln sind neben den anderen hierher gehörigen Organen, soweit ihre makroskopischen Verhältnisse in Frage kommen, in dem Kapitel I der zweiten Auflage des Handbuches der gesamten Augenheilkunde (herausgegeben von v. Graefe-Saemisch) von Merkel und Kallius (77) dargestellt worden. Die darin aufgeführten Arbeiten des vorletzten Jahres mögen hier noch erwähnt werden, zumal da einige von ihnen sich auch mit dem mikroskopischen Verhalten beschäftigen, die in jener zusammenfassenden Darstellung übergangen werden mussten.

In dankenswerter Weise mehren sich in den letzten Jahren die Versuche, bestimmte Völkertypen systematisch auf einzelne Organe und Organgruppen hin durchzuarbeiten. Nicht immer finden sich dabei Unterschiede von den am genauesten bekannten mittelländischen Rassen. Jedoch ist die Konstatierung der Thatsache, dass alles eben so wie bei uns ist, auch von Wert.

So ergeben die Untersuchungen von Buntaro Adachi (1) über die Augenmuskeln von Japanern gar keine anthropologischen Variationen. Von den speziellen Massangaben, die der Autor mit grosser Sorgfalt ausgeführt und zusammengestellt hat, kann hier wohl abgesehen werden; es kann auf das Kapitel I in v. Graefe-Saemischs Handbuch der Augenheilkunde verwiesen werden, wo diese Mitteilungen eingehend berücksichtigt sind. Einige allgemeiner gefasste Bemerkungen mögen aber hier Platz finden. Aus den Messungen von 46 enukleierten Augen hat sich folgendes ergeben: Je näher die einzelnen geraden Muskeln eines Auges oder die Partien eines Muskels am Hornhautrande inserieren, desto kürzer werden die Sehnen, respektive die Sehnenpartien, und je weiter sie davon entfernt sind, desto länger werden diese. Die Sehne eines Augenmuskels, der eine grössere Abrollungsstrecke hat, ist kürzer als die eines solchen, der eine kleinere Abrollungsstrecke besitzt. Ferner sind die Sehnen der schwereren Muskeln (Rectus medialis und lateralis) dicker und deutlicher als die der leichteren Muskeln (Rectus inferior und superior); bei jenen ist der Übergang zur Muskelsubstanz kurz und scharf, während er bei diesen länger ist und nur allmählich stattfindet.

Dass die Augenmuskeln von verhältnismässig sehr zahlreichen Nervenfasern versorgt werden und auch die Zahl der Endplatten an einer Muskelfaser sehr gross ist, ist seit langem bekannt. Gerade beim Menschen sind indes genauere Untersuchungen hierüber bisher nicht

gemacht worden. Auf Veranlassung von Waldeyer hat Levinsohn (68, 69) darüber genauere Untersuchungen angestellt. Er findet, dass das Verhalten der Nerven unmittelbar vor der Endigung in den Muskelfasern besonders charakteristisch ist. Abgesehen von typischen Nervenendigungen mit einem, zwei, höchstens drei schmalen Endästen, findet man hier sehr häufig breite Endnerven, die sich vor der Endigung in eine grössere Zahl von Endästen auflösen und eine oder mehrere dicht zusammenliegende Endplatten versorgen. Diese Endbüsche unterscheiden sich von den Endbüschen der Amphibien einmal dadurch, dass die Endäste der letzteren immer mehr oder weniger gestreckt verlaufen, während sie bei den menschlichen Augenmuskeln häufig ziemlich stark gewunden sind, und ferner dadurch, dass sie von einer gemeinschaftlichen, weiten Henleschen Scheide eingeschlossen werden. Weiterhin zeichnen sich die Endnerven beim Menschen dadurch aus, dass sie, bevor sie an die Muskelfaser einsetzen, resp. sich in ihre Endäste auflösen, nicht selten in einer oder in mehrfachen Windungen die Muskelfaser umschlingen. Die Endplatten entsprechen den typischen Bildungen dieser Art bei Säugern und Eidechsen. Es giebt solche mit feiner und gröberer Verästelung des Achsencylinders. Erstere sind zu vergleichen mit den von Tschiriew und Bremer beschriebenen Traubendoldenformen, letztere, in der Minderzahl, sind identisch mit den Kühneschen Plattengeweihen.

In den Augenmuskeln des Kaninchens hat Huber (52, 53) mit der Methylenblaumethode auch eine grosse Anzahl von Nervenendigungen beschrieben. Neben den typischen Muskelendigungen, die als motorische aufgefasst werden müssen, fand er näher der Sehne der Muskeln sensible Endigungen. Diese gleichen den sonst bekannten sensiblen Nervenendigungen, und sind von der Henleschen Nervenscheide umgeben. Die sowohl an Seitenzweigen, wie an Endzweigen der Nerven befindlichen Endigungen sensibler Natur liegen im Bindegewebe ausserhalb des Sarkolemmes, aber sehr nahe an der Muskelfaser. Von seiten der Muskelfaser findet sich aber keine Reaktion an den sensiblen Endapparaten, weder eine hügelartige Erhebung noch eine Vermehrung der Muskelkerne. Gewöhnlich finden sich mehrere Endigungen an einer Muskelfaser (bis zu vier). Die Art der Endigung ist eine sehr einfache, viel einfacher als in den spezifischen sensiblen Endapparaten der Muskelspindel und der Sehnenspindel. Von den Hauptfasern gehen an den Ranvierschen Einschnürungen dünne Faserchen ab, die nach kurzer Verästelung mit einigen dicken Varikositäten enden.

An den Sehnen der Augenmuskeln der Katze hat Huber weiterhin die sensiblen Endapparate untersucht. Die sensiblen Nerven gehen durch die Region der motorischen Endapparate als dünne Bündel von einigen markhaltigen Fasern zu den Sehnen hin. Sie liegen dann an der äusseren Oberfläche, oder in der Sehnensubstanz eingebettet. Die Endorgane selbst liegen näher an den Muskelenden, als an dem Ansatz der Sehnen. Zu jedem Endorgane gehen eine oder zwei Nervenfasern. Gewöhnlich ist der Lauf der Fasern, ehe sie in das Endorgan eintreten, für eine kurze Strecke wieder nach der Seite der Muskelfasern hingewendet. Das Endorgan liegt an einem Sehnenbündel, von einer dünnen Bindegewebsscheide mit länglichen Kernen umgeben. An dem distalen und proximalen Ende wird die Scheide undeutlich und vermischt sich mit dem interfascikulären Bindegewebe. Die Form des Endorgans ist mehr cylindrisch als spindelförmig. Sobald die Nervenfasern eingedrungen sind, verlieren sie ihre Markscheide. Dann teilt sich der Achsencylinder in eine grosse Zahl feiner Äste und Unteräste, die varikös sind. Die Endfasern sind so durcheinandergewunden, dass es schwer ist, einen Ast zu verfolgen. Dieser Plexus liegt auf dem Sehnenbündel und unter dem Bindegewebe. Mitunter dringt er sogar in die Sehnenbündel ein, wie Querschnitte beweisen.

Bei den Recti und Obliqui sind diese Organe zu finden, nicht aber an dem Retractor bulbi. Im M. rectus superior sind sie am zahlreichsten. In einem Muskel sind 25 bis 30 solcher Endorgane. Die Nervenfasern stammen nach Sherrington (100) und Huber nicht vom Trigeminus, sondern vom Oculomotorius, Abducens und Trochlearis, die also nicht rein motorisch sein sollen.

Die Entwicklung der Augenmuskeln hat in den letzten Jahren grosse Beachtung gefunden, es ist deshalb nötig, näher auf die ziemlich komplizierten Verhältnisse einzugehen. Natürlich sind diese Untersuchungen auch für die vergleichende Anatomie der Augenmuskeln von grosser Bedeutung. Dass bei der Entwicklung der Muskeln auch die Nerven von grösster Wichtigkeit sind, ist selbstverständlich.

Die unter der Bezeichnung Kopfhöhlen im embryonalen Kopfe beschriebenen mesodermalen Bildungen, die vor dem Gehörbläschen liegen, haben, abgesehen von der Bedeutung für die Metamerie des Kopfes, für die sie auch ausgebeutet wurden durch die bedeutsame Entdeckung, dass aus ihnen Augenmuskeln hervorgehen, auch für das Sehorgan spezielleres Interesse. Corning (21, 22) hat sich bemüht, diese äusserst schwierigen Verhältnisse bei Lacerta zu ergründen; bei Anuren konnte er zu keinen sicheren Resultaten gelangen, weil hier die histo-

logischen Elemente eine Trennung der betreffenden Teile vorläufig kaum erkennen lassen.

Bei *Lacerta* ist nur ein Mesodermsegment mit einer ansehnlichen Höhle ausgestattet. Aus ihrer Wandung entsteht die Oculomotorius-Muskulatur. Die Kopfhöhle entwickelt sich bei Embryonen von ein bis zwei Ursegmenten aus dem Entoderm am vorderen Ende der Chorda. Diese Anlage stellt zunächst eine nach beiden Seiten hin auswachsende, nur ein spaltförmiges oder gar kein Lumen aufweisende Zellmasse dar, die häufig recht lange Zeit durch einen Verbindungsstrang mit ihrem Mutterboden in Zusammenhang steht.

Ähnliches lässt sich auch für Säugetiere nachweisen, sodass die Gleichartigkeit der Anlage für Vögel (*Rex*), Säugetiere und Reptilien festzustellen ist.

Später tritt in den beiden lateralwärts auswachsenden Zellmassen bei *Lacerta* ein Lumen auf, das sich stark vergrößert; der Verbindungsstrang erleidet eine Rückbildung und die epitheliale Wandung schickt sich zur Bildung der Oculomotorius-Muskulatur an. Am dorsalen und am ventralen Umfange der Kopfhöhlenwandung zeigt sich eine leichte Ausbuchtung, an die sich eine Wucherung der Epithelzellen anschliesst. Damit ist eine dorsale und eine ventrale Muskelanlage gegeben. Diese lösen sich vollständig von dem Epithel der Kopfhöhlenwandung ab und wachsen gegen den Bulbus sowie gegen das vordere Chordaende aus, also gegen ihren späteren Ursprung und Ansatz. Die Oculomotorius-Zweige liegen zunächst der dem Bulbus abgewandten Fläche der Muskelanlagen an. Die Wandung der Kopfhöhle nimmt keinen wesentlichen Anteil an der Bildung des Mesenchyms; die Partien der Wandung, die nicht bei der Muskelbildung verbraucht werden, bleiben inmitten des in das Innere der Kopfhöhle einwuchernden Mesenchyms liegen und sind noch in relativ später Zeit als Stränge oder Balken von Epithelzellen zu erkennen.

Der *Musculus rectus lateralis* entsteht aus einer Zellmasse, welche durch die epitheliale Anordnung ihrer Elemente auf ihre Ableitung aus einer Kopfhöhle hinweist. Bei ihrem Auswachsen liegt sie der lateralen und hinteren Wand der Oculomotorius-Kopfhöhle an.

Zu diesem Muskel gehört auch der vom *Abducens* innervierte *Musculus retractor bulbi*, der bei *Lacerta* mächtig entwickelt ist.

Der *Musculus obliquus superior* entsteht, abweichend von dem Verhalten der übrigen Augenmuskeln aus dem dorsalen Teile der Trigeminusmuskelanlage, der über den Bulbus auswächst und sich von seinem Mutterboden ablöst, um sekundär dem späteren Ursprung und

Ansatz entgegenzuwachsen. Der Nervus trochlearis wird erst in relativ später Zeit sichtbar.

Auch bei einigen Kaninchenembryonen hat Corning diese Verhältnisse klar zu stellen versucht. Am Vorderende des Darmes spielen sich im ganzen ähnliche Vorgänge ab, wie bei Vögeln und Reptilien; die Schwierigkeit der weiteren Verfolgung der kaum unterscheidbaren Zellmassen, die aus dem hier soliden ersten Kopfsomiten hervorgehen, ist aber zu gross, als dass genauere Angaben gemacht werden könnten.

Hierbei mag auch erwähnt werden, dass K. W. Zimmermann (113) bei einem menschlichen Embryo von 3,5 mm Nackensteisslänge lateral von der Carotis interna und zugleich lateral von der Anlage der Rathkeschen Tasche, etwas hinter der Augenblase in einer zellreicheren Gegend des Mesoderms nahe dem Mundhöhlenepithel Gebilde beschrieben hat, die er für Rudimente von Kopfhöhlen hält. Er fand rechts drei und links sieben Bläschen, deren Wandungen aus epithelartig angeordneten Zellen bestehen. Zimmermann konnte nicht sicher entscheiden, ob es sich um die Reste von einer oder von mehreren Kopfhöhlen handelte. Man wird Corning entschieden Recht geben, wenn er nach seinen Erfahrungen von niederen Amnioten urteilt, dass es sich hier um die Rudimente von der ersten, Oculomotoriuskopfhöhle handelt. Die mehrfachen Lumina sind dann auf einen ähnlichen Vorgang zurückzuführen, wie er ihn auch bei *Lacerta* beobachtet und abgebildet hat, wo auf einer Seite eine ganze Reihe von Höhlungen gefunden wurden. Zu einer grösseren Höhle kommt es wie beim Kaninchen, so auch beim Menschen nicht, dagegen wuchern wohl die Zellen der Wandungen und bilden eine solide Zellmasse, die der Augenblase kaudalwärts anliegend, die Oculomotoriusmuskulatur erzeugt.

Von Wichtigkeit sind für diese Frage ferner die Untersuchungen von Rex, der bei Entenembryonen prinzipiell dieselben Dinge gefunden hatte. Schon in einer früheren Arbeit (87) hatte er sich mit dem Mesoderm des Vorderkopfes der Ente beschäftigt. Auch hier kommt es wie bei den Reptilien, nur zur Ausbildung der vordersten prämandibularen Kopfhöhle, während die zweite und dritte Höhle mit dem Verluste der Lichtung mehr oder weniger bedeutende Formveränderungen erlitten haben. Zeitweise sind die Kopfhöhlen durch einen Verbindungsstrang miteinander in Beziehung, dies ist der Rest des bei Selachiern bestehenden Verbindungskanals.

Von der Wand der Höhle gehen Bindegewebsproliferationen aus. Aus der hinteren, zugleich ventral gewendeten Seite der Höhle ent-

steht eine dichte Zellmasse, die die gemeinsame Anlage für den *Musculus rectus inferior* und *medialis* liefert.

Im Laufe der weiteren Entwicklung wird die Höhle kleiner, und von allen Seiten findet ein Einwachsen von Bindegewebe in die Höhle statt.

In Sagittalschnitten früherer Stadien findet man in geringer Entfernung vom ventralen Umfange des lateralen Abschnittes der Höhle eine kleine schräg vor- und abwärtsgerichtete Zellmasse, die sich als Anlage des *Musculus obliquus inferior* erweist, der aber vorläufig keine Beziehungen zur Kopfhöhlenwandung hat.

Die Anlagen des *Rectus inferior* und *medialis* wachsen in älteren Stadien abwärts und lateralwärts aus, die des *Obliquus inferior* liegt darunter und wächst keulenförmig aus. Nach genauer Prüfung der Präparate hält es *Rex* für sicher, dass die Entwicklungsstätte der *Obliquus*-Anlage einem lichtungslosen Abschnitte der Kopfhöhle entstammt, der mit dem Verluste der Höhlung auch den Zusammenhang mit der Höhle einbüßte. Nach dieser Auffassung ist die Selbständigkeit dieser Muskelanlage nicht eine ursprüngliche, sondern erst eine erworbene.

Der oben erwähnte Rückbildungsprozess der Wand der Kopfhöhle erstreckt sich nicht auf den dorsalen Abschnitt ihrer Hinterwand. Hier bemerkt man den Beginn einer Proliferation, die zur Anlage des *Musculus rectus superior* führt. Diese Anlage wächst in älteren Stadien, bei denen die Höhle schon von Bindegewebe durchwachsen ist, zu einem schmalen Zellstrang aus, der nach vorn lateralwärts gerichtet ist.

Wann in den Augenmuskelanlagen zum erstenmal Fibrillen auftreten, konnte *Rex* nicht entscheiden.

Allmählich wird die ventrale Anlage (*M. rectus inf.* und *medialis*) durch lockeres Bindegewebe von dem Höhlenreste vollkommen abgedrängt; und bei Embryonen von der zweiten Hälfte des fünften Bruttages ist die Verödung der Lichtung der Kopfhöhle schon eine völlige, das an ihre Stelle getretene Bindegewebe ist noch ein sehr lockeres.

Als dann wachsen nun die Muskelanlagen zum Augenbecher hin zu und setzen sich mit der äusseren seiner beiden bindegewebigen Hüllen in Verbindung.

Die erste Anlage des *Musculus obliquus inferior* wurde bei einem Embryo von ca. 38 Urvirbeln, also ziemlich spät gefunden. Da wo der erste Ast vom Trigeminus über den Augenbecher wegzieht, entsendet er, ehe er den Augenbecher erreicht, einen starken rückläufigen Ast, der mit dem Hauptstamm einen nach hinten offenen Winkel bildet. Beide Schenkel des Winkels sind von dichtem Zellge-

webe umgeben, dies ist die erste Anlage des genannten Muskels. Trotz vielfacher Bemühungen ist es aber nicht möglich einen Zusammenhang der Zellmasse mit dem recht nahe benachbarten Dorsalabschnitte der Trigemini-muskulatur nachzuweisen. Allmählich gewinnt der Zellhaufen deutlichere Abgrenzung und erscheint als ein länglicher, vorn leicht verjüngter Zellhaufen, der dann später ventralwärts spitz zuläuft. Auch diese Muskelanlage gewinnt sehr bald Beziehung zu den Hüllen des Augenbechers.

Die erste Anlage der Abducensmuskulatur fand Rex bei einem Embryo von 21 Ursegmenten. Die Anlage ist in diesem Stadium ein mesodermaler Zellhaufen, der dem Trigeminalganglion nahe benachbart ist. Sie liegt ventral und distal von diesem. In einem Schnitte tritt in diesem Zellhaufen ein kleines Lumen auf. Später wächst die Anlage in ihrem proximalen Teile eine kurze Strecke längs der Innenfläche des Ganglion empor, und zeigt vereinzelte Lichtungen, die von Epithelzellen umsäumt werden. Nachher ergibt sich, dass der sagittal gelagerte Abschnitt der vergrößerten Muskelanlage der Rückbildung verfällt, es gelangt nur ihr lateralwärts vorwachsendes Vorderende zur weiteren Ausbildung. Dieses dringt längs der Vorderwand der Jugularvene nach aussen vor, und zeigt im späteren Stadium einen medianwärts gerichteten kurzen Fortsatz. Das dann weit vorwachsende Vorderende der Anlage reicht an die äusseren Augenbecherhüllen heran.

Die weitere Entwicklung der Muskelanlagen ist einer späteren Abhandlung vorbehalten.

Dem mehrfach erwähnten Höhlenpaare spricht Rex den Rang eines paarigen Cölomabschnittes zu, ohne es direkt mit Rumpfsegmenten vergleichen zu können.

So zeigen also diese Untersuchungen einen sehr wesentlichen Fortschritt in der Frage der Entwicklung der Augenmuskeln; auch in der Frage nach der Bedeutung der Kopfhöhlen herrscht zwischen beiden Autoren bemerkenswerte Übereinstimmung.

Anders ist es in dem Problem, das die Vergleichung der entwickelten Augenmuskeln der verschiedenen Tierklassen stellt.

Auch hier hat Corning (23), der mit am berufensten ist in dieser Angelegenheit ausschlaggebende Bemerkungen zu machen, einen wichtigen Beitrag geliefert. Wir müssen bei der Besprechung der Arbeit auch noch einmal kurz der Entwicklung der Augenmuskeln gedenken, denn diese hat, wie Corning ganz richtig betont, erst einen Einblick in ihre Phylogenie gestattet. Deswegen geben wir zunächst nach

Corning eine Zusammenstellung der über die Entwicklung der Augenmuskeln und Nerven bisher bekannt gewordenen Thatsachen.

1. Die Oculomotoriusmuskulatur entsteht aus der Wandung der ersten Kopfhöhle dadurch, dass Ausstülpungen oder Wucherungen derselben gegen den Bulbus, sowie gegen die mediale Wand der Orbita auswachsen und sich dabei von ihrem Mutterboden lösen. Diese Muskelanlagen gehen von dem dorsalen und ventralen Teile der Kopfhöhlenwandung aus, während diejenigen Abschnitte der Wandung, die sich nicht an der Bildung von Muskelanlagen beteiligen, verschwinden, ohne durch Proliferation grössere Mengen von Kopfmesenchym zu liefern.

2. Der Nervus oculomotorius tritt, in einen dorsalen und einen ventralen Ast geteilt, an die Kopfhöhle heran, und verzweigt sich zunächst an der dem Bulbus abgewandten Fläche der Muskelanlagen.

3. Der Nervus oculomotorius ist ein ventraler Nerv, der sich nach Art eines ventralen Rumpfnerven entwickelt. Für Selachier ist diese Angabe mehrmals gemacht worden, zuletzt von Neal. Corning hat seine früheste Entwicklung bei der Ente verfolgt, und kann bestätigen, dass er genau nach Art einer ventralen Spinalwurzel entsteht. Er hat mit der Trigemiusanlage nichts zu thun.

4. Der Musculus obliquus superior entsteht aus dem dorsalen Teile des zweiten Somiten, dessen im Mandibularbogen zur Ausbildung gelangende Muskelprodukte von dem Trigeminus innerviert werden. Der dorsale Teil des zweiten Somiten wächst dorsalwärts über den Bulbus aus, löst sich alsdann von seinem Mutterboden ab, und gelangt sekundär in Verbindung mit seinem späteren Ursprung und Ansatz.

5. Der Nervus trochlearis entsteht aus einem Teil der Trigemiusganglienleiste, oder an Stelle eines Teiles dieser Anlage. Der Modus der Entwicklung ist völlig unklar. Der Nerv geht als einziger Hirnnerv von der Schlusslinie des Hirnrohres auch noch beim Erwachsenen aus.

6. Der Musculus rectus lateralis entsteht aus einer (nach Swert-zoff aus zwei) Kopfhöhle, die über dem Hyoidbogen gelegen ist und durch Auswachsen lateral- und ventralwärts an den Bulbus gelangt.

7. Der Nervus abducens ist wie der Nervus oculomotorius, als eine ventrale Wurzel aufzufassen. Der Nervus trochlearis ist ein dorsaler ursprünglich sogar vielleicht gemischter Nerv.

8. Die Oculomotorius- und die Abducensmuskulatur sind als Produkte des dorsalen Mesoderms aufzufassen. Der M. obliquus superior

stellt eine Abgliederung der (splanchnischen) Muskulatur des Mandibularbogens dar.

Von den Thatsachen, die demgegenüber von der vergleichenden Anatomie bekannt geworden sind, verdienen vor allem die Beobachtungen von Allis (2) Berücksichtigung, der nachweisen zu können glaubt, dass eine strenge Homologie der einzelnen Augenmuskeln bei den verschiedenen Klassen nicht aufrecht erhalten werden könne. Er stützt sich dabei auf die Verhältnisse der Innervation. So soll der *Musculus rectus superior* bei den Ganoiden, Teleostieren und Anuren aus einer Muskelanlage entstehen, die bei Elasmobranchiern, Dipnoern und Urodelen den *M. rectus superior* und den *M. rectus medialis* hervorgehen lässt. Bei den ersteren innerviert der obere Ast des Nervus oculomotorius bloss den *Musculus rectus superior*, während der untere Ast des Oculomotorius den *Rectus medialis*, *rectus inferior* und *obliquus inferior* innerviert. Bei den letzteren geht der obere Ast zum *Rectus superior* und zum *M. rectus medialis*, der untere Ast zum *M. rectus inferior* und zum *Obliquus inferior*. In der einen Reihe der Fälle verläuft der Ast zum *Rectus medialis* über den (dorsal vom) Nervus opticus, in der anderen Reihe der Fälle unter den (ventral vom) N. opticus. Allis schliesst daraus, dass der *M. rectus medialis* der Ganoiden, Teleostier und Anuren nicht für homolog zu erachten sei dem *Musculus rectus medialis* der Elasmobranchier, Dipnoer und Urodelen. Auch die Angabe von P. Fürbringer, dass der N. abducens bei *Petromyzon* nicht bloss den *Rectus lateralis*, sondern auch den *M. rectus inferior* innerviere, erscheint geeignet, der bisher bestehenden Vorstellung von der Gleichartigkeit der Augenmuskeln in dem Tierreiche erheblich Eintrag zu thun.

Diese auffallenden Thatsachen haben Corning veranlasst, selbst Untersuchungen zur Klärung der wichtigen Frage anzustellen.

Zunächst hat er sein Augenmerk darauf gerichtet, welches die primitive Art des Ursprungs und der Innervation der Augenmuskeln sei. Ontogenetisch ist nachzuweisen, dass die Nerven an die dem Bulbus abgewandte Seite der Muskeln herantreten. Dies Verhalten findet sich im ausgebildeten Zustande nur bei den Selachiern; deswegen ist Corning geneigt, diese in Bezug auf die Art der Innervation für die ursprünglichste Form zu halten, und alle Veränderungen, die sich in der Verteilung und der Lage der einzelnen Nervenäste finden, von diesem ursprünglichen Zustande abzuleiten. Als Grund der Änderungen sind die Verschiebungen anzusehen, die im Ursprung der einzelnen Muskeln, sowie in dem Nerveneintritte Platz greifen.

Welche Zustände der Muskelursprünge als die primitiveren anzusehen sind, geht aus Cornings Untersuchungen nicht hervor. Es bedarf noch genauerer entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen, ob bei Selachiern die Bildung der Oculomotoriusmuskulatur bloss von der lateralen Partie der Kopfhöhle ausgeht, und nicht vielmehr auch von einem Teile des die beiden Kopfhöhlen untereinander in Verbindung setzenden Querkanales. Sollte das letztere der Fall sein, so würde die Zusammenlagerung der Ursprünge der Okulomotoriusmuskulatur sich in einfacher Weise erklären. Die Ursprungsverhältnisse des *M. rectus medialis* bei *Chimaera* und den *Petromyzonten* hält Corning nicht wie Allis und Gegenbaur für primär; mechanisch müssen die geraden Augenmuskeln dann am zweckmässigsten wirken, wenn ihre Ursprünge dicht nebeneinander liegen, was bei allen Vertebraten, mit Ausnahme von *Chimaera* und den *Petromyzonten* der Fall ist. Bei den Formen, deren Bulbus die Augenhöhle fast vollständig ausfüllt, weisen die geraden sowie die schiefen Augenmuskeln ausgedehntere linienförmige Ursprünge auf. Bei den Tieren, deren Augenhöhle eine grössere Tiefe besitzt, entspringen die Muskeln näher zusammen, z. T. gemeinsam. In der aufsteigenden Tierreihe findet eine Zusammendrängung der Ursprünge der geraden Augenmuskeln um die Eintrittsstelle des Nervus opticus statt.

Die wichtige Frage nach der Homologie der Augenmuskeln ist von Corning besonders in Betracht gezogen worden. Vor allem ist der *Musculus rectus medialis* von Interesse, der einmal von dem dorsalen, in anderen Fällen von dem ventralen Ast des Oculomotorius innerviert wird. Bei den Selachiern geht der dorsale Ast zu zwei Muskeln, dem *Rectus superior* und dem *Rectus medialis*; der Ast zu letzterem Muskel verläuft dorsal vom N. opticus. Bei Ganoiden, Teleostiern, Sauropsiden und Säugetieren geht der dorsale Ast bloss zum *Musculus rectus superior*, während der *Rectus medialis* von einem Zweige des ventralen Oculomotoriusastes innerviert wird, der ventral zum N. opticus verläuft. Allis glaubt deswegen (cf. auch die Besprechung der von Allis beschriebenen Anomalie des *M. obliquus superior* von *Carcharias* pag. 360), dass der *Musculus rectus medialis* bei den Selachiern aus dem dorsalen, bei Ganoiden, Teleostiern, Sauropsiden und Säugetieren aus dem ventralen Teile der ersten Kopfhöhle entstehe. Daher soll nach ihm der *Musculus rectus medialis* der Selachier nicht homolog, sondern bloss homodynam sein dem *M. rectus medialis* der Ganoiden, Teleostier, Saurapsiden und Säugetiere. Ferner wäre zu fragen, ob man aus der That-sache, dass bei *Petromyzon marinus* der Nervus abducens sowohl den *Musculus rectus lateralis* als auch den *Musculus rectus inferior* innerviert,

schliessen dürfe, dass letzterer dem *M. rectus inferior* der übrigen Tiere nicht homolog sei.

Nach eigenen Beobachtungen und nach zahlreichen in der Literatur schon vermerkten Thatsachen glaubt sich Corning nicht entschliessen zu können, den Anschauungen von Allis beizupflichten. Die beiden Zustände der Innervation des *Musculus rectus medialis* stehen sich nicht unvermittelt gegenüber, sondern der eine lässt sich durch die Annahme von Muskelverschiebungen von dem anderen ableiten. Nahe verwandte Formen wie Anuren und Urodelen beweisen, dass kein prinzipieller Unterschied in dem Verhalten dieser Augenmuskeln vorhanden ist.

Durch die Entwicklung der Produkte der ersten Kopfhöhle und ganz besonders auch durch diejenige des *Nervus oculomotorius* wird die Ansicht bestätigt, dass wir in ihr ein dorsales Mesodermsegment zu erblicken haben, wie Corning weiter ausführt. Aus der Untersuchung der fertigen Zustände zieht er den Schluss, dass auch die Produkte der Kopfhöhle sich so verhalten wie die eines Myotoms. Er sieht in den vom dorsalen *Oculomotorius*aste bei Selachiern innervierten *Musculus rectus superior* und *M. rectus medialis* Gebilde, die der dorsalen — in den vom ventralen *Oculomotorius*aste innervierten *Musculi rectus inferior* und *obliquus inferior* Gebilde, die der ventralen Myotomkante entstammen. Den dorsalen und ventralen Ast des *Oculomotorius* vergleicht Corning demnach mit der motorischen Portion des *Ramus dorsalis* und *ventralis* eines Spinalnerven. Wenn wir mit Apolant das Ganglion ciliare zum *Oculomotorius* rechnen und als sympathisches Ganglion betrachten, so würde sich eine Anreihung an den ventralen *Oculomotorius*ast naturgemäss erklären, wobei dann die *Radix brevis* des Ganglions als visceraler Ast aufzufassen sei.

Zu der Auffassung des *Musculus obliquus superior* kann nach Corning seine Untersuchung keinen Beitrag liefern. Hier sind wir lediglich auf die Befunde der Ontogenie angewiesen, aus denen die Ableitung des Muskels von dem dorsalen Teil der im Mandibularbogen eingeschlossenen splanchnischen Muskulatur hervorgeht. (Vergl. die Betrachtungen von Fürbringer pag. 352 u. ff.)

Auch für die Erkenntnis der Herkunft und der Stellung der Abducensmuskulatur gewinnen wir aus der Untersuchung der fertigen Zustände keinen weiteren Aufschluss. Jedenfalls haben wir es auch hier mit Produkten eines Somiten zu thun, wie die Entwicklung der Muskulatur und ganz besonders auch des Nerven als einer typischen ventralen Wurzel zeigt. Die Abducensmuskulatur ist mächtiger ausgebildet,

als man im allgemeinen annimmt. Durch Ausbildung eines Retractor bulbi wird eine Komplikation geschaffen, die bei den verschiedenen Klassen immer wieder auftritt. Die einfachsten Verhältnisse finden wir bei den Teleostiern, bei denen der *Musculus rectus lateralis* durch Umlagerung seines Ursprunges in ventraler Richtung und durch die lateralwärts gehende Ablenkung, die er beim Eintritt in die Augenhöhle erfährt, eine grössere Leistungsfähigkeit erfährt. Sowohl der Abduktion als auch der Retraktion des Bulbus wird durch diese Einrichtung Vorschub geleistet. Beim Lachs reicht der Ursprung des *Musculus rectus lateralis* im Augenmuskelkanal bis zum ersten Wirbelkörper. Bei Reptilien und Säugetieren ergeben sich weitere Komplikationen dadurch, dass die durch den *Nervus abducens* innervierte Muskulatur sich teils als *Musculus rectus lateralis*, teils als *Musculus retractor bulbi* ausbildet. Die Muskulatur nimmt ihren Ursprung regelmässig kaudal von dem Felde, in dem die übrigen *Musculi recti* entspringen. Bei starker Ausbildung des *Musculus retractor bulbi* der Säugetiere stellt er geradezu einen kleinen Muskeltrichter dar, der in den grossen Muskeltrichter der *Mm. recti* vorn lateralwärts eingeschoben erscheint. Ein Rest der Muskulatur wird bei *Macacus* durch ein dünnes Muskelbündel dargestellt, das lateral am Bulbus, ziemlich nahe am *Opticus* inseriert und wohl das laterale obere Bündel des ursprünglich mächtig ausgebildeten Muskelkomplexes darstellt.

Allis ist, wie oben erwähnt, der Meinung, dass der *Musculus rectus medialis* der Cyklostomen, infolge seiner Innervation eine Sonderstellung einnimmt und nicht mit dem gleichbenannten Muskel der anderen Fische verglichen werden könne. Die ventrale Art des *M. oculomotorius* liegt über dem Muskel, was bei keiner anderen Klasse vorkommt. Der Muskel müsse bei *Petromyzon* von der unteren und äusseren Fläche einer Muskelanlage entstehen, und zwar gemeinsam mit dem *M. obliquus inferior*. Bei den Gnathostomen entstünden die beiden Muskeln gleichfalls aus einer Anlage, doch sei hier anzunehmen, dass der äussere der beiden so entstehenden Muskeln zum *M. obliquus inferior* würde, nicht zum *M. rectus inferior* wie bei *Petromyzon*.

Bei Cyklostomen werde die Anlage, aus der die beiden Muskeln hervorgehen, durch den *Ramus inferior* des *Oculomotorius* durchbohrt, während der Nervenast bei den Gnathostomen dem hinteren Rande der Anlage entlang läuft und durch den kaudalwärts mit den übrigen *Mm. recti* Ansatz gewinnenden *M. rectus medialis* verlagert werde. Auf diese Weise sei der typische Verlauf des *Ramus inferior N. oculomotorii* zu verstehen. Allis leitet die differenten Zustände bei den Gnatho-

stomen von einem indifferenten Zustande ab, bei dem nur ein einziger durch den R. inferior n. oculomotorii innervierter Muskel vorhanden sei. Wahrscheinlich sei dieser Muskel ein Obliquus gewesen, denn der Obliquus inferior stelle beim erwachsenen Petromyzon noch den mächtigsten aller Augenmuskeln dar. Der N. oculomotorius innerviere also ursprünglich nur drei Muskeln: mit einem oberen, über den N. opticus verlaufenden Aste den M. rectus superior und medialis, mit einem unteren Aste, der vor dem M. rectus superior, aber ventral vom N. opticus nach abwärts verlaufe, den M. obliquus inferior. Der M. rectus inferior und externus würden vom N. abducens versorgt wie bei Petromyzon.

Corning kann sich diesen Darlegungen nicht anschliessen. Ohne das Eigenartige der bei Petromyzon nachgewiesenen Zustände verkennen zu wollen, scheint es ihm, dass sie doch nicht prinzipiell verschieden seien von denen der anderen Wirbeltiere. Das eigenartigste ist ohne Zweifel die Innervation des M. rectus inferior vom N. abducens. Es wird sich aber nach Corning fragen, ob dieser in der Reihe der Wirbeltiere ganz vereinzelter Fall nicht durch die Annahme zu erklären sei, dass sich schon intrakraniell Fasern des N. oculomotorius an den Abducens anschliessen.

Nun hat Allis wieder zu den eben dargelegten Äusserungen von Corning das Wort genommen. Er hat Embryonen von *Mustelus levis* untersucht. In einem zusammenfassenden Kapitel bespricht er die Verhältnisse der Oculomotoriusmuskulatur und des Abducens. Die von Corning angenommene Verlagerung von Fasern, die das abnorme Verhalten von Petromyzon erklären sollte, müsste nach Allis extracerebral nicht intracerebral zu suchen sein, davon ist aber bei keinem einzigen Fisch etwas bekannt. Betreffs der von Corning angenommenen Verschiebungen der Oculomotoriusmuskulatur meint Allis, dass Corning die bedeutsame Tatsache übersehen habe, dass bei einer Verschiebung der Muskeln doch immer der betreffende Ast des Oculomotorius, der den N. rectus medialis innerviert, seine Lage zum Nervus opticus neutral oder dorsal beibehalten müsse. Nachdem Allis einige Punkte seiner früheren Darstellungen richtig gestellt, seinen Gegnern Irrtümer nachgewiesen hat und einige neue Beobachtungen zugefügt hat, bleibt er im allgemeinen bei seinen bisherigen Ansichten stehen und verweist nur noch auf ein sich im Druck befindliches anderes Werk, worin diese Frage des weiteren diskutiert werden soll.

Die Entwicklung des Musculus obliquus superior ist auch hauptsächlich Gegenstand der Untersuchung von Nussbaum (81). Er arbeitete an Lachs- und Säugetierembryonen.

Beim erwachsenen Tier läuft der Muskel bis zu den Vögeln aufwärts vom Stirnbein horizontal gegen das Auge; erst bei den Säugern kommt es zu der Trochleabildung. Bei der Untersuchung des Überganges des Verhaltens des *Musculus obliquus superior* in der Wirbeltierreihe, geht Nussbaum von der Art der Nervenverteilung und des Nerveneintrittes aus. Denn wie sich Nussbaum überzeugt hatte, unterliegen die Augenmuskeln demselben Gesetz, das er bei anderen Muskeln entdeckt hat. Nennt man den Teil eines Nerven von seinem ventralen Ursprung bis zu seinem Eintritt in den Muskel die extramuskuläre Strecke, seine Verzweigungen im Muskel die intramuskuläre Strecke, so giebt die extramuskuläre Strecke den Weg an, den die erste zellige Muskelanlage bis zu ihrer Vereinigung mit den Nerven zurückgelegt hat, und die intramuskuläre Strecke die Wachstumsrichtung der quergestreiften Muskelfasern, deren Bildung erst nach der Vereinigung der Anlage mit den Nerven erfolgt ist.

Bei den Säugetieren ist nun die extramuskuläre Nervenstrecke kurz, weil der Nerv gleich im Grunde der Augenhöhle an den Muskel herantritt. Bei den anderen Wirbeltieren dagegen ist diese Strecke lang, da der Nerveneintritt ungefähr in der Mitte des Muskels liegt. Daraus schliesst Nussbaum nun, dass nicht, wie man anzunehmen geneigt sein könnte, der Muskel allmählich von vorn nach hinten vorgerückt sei, da die Nervenverteilung und die Art des Nerveneintrittes nach dem oben angeführten Gesetz solchen Anschauungen widerspricht. Nussbaum glaubt, dass der *Obliquus superior* der Säugetiere aus der Tiefe der Augenhöhle gegen das Auge zu gewachsen ist, während bei den übrigen Wirbeltieren die zellige Anlage des Muskels so weit nach vorn geschoben wird, dass das Wachstum der Muskelfasern von da aus nach dem Stirnbein erfolgt ist. Der Muskel der Säugetiere ist also keine Rückwärtsverlängerung des bei Fischen, Amphibien, Reptilien, Vögeln nur bis zum *Os frontis* reichenden kurzen Muskels. Bei den Säugetieren wird der Muskel hinten früher angelegt, und wächst von da erst nach vorn gegen das Auge.

Betreffs der Nerven der Augenmuskeln glaubt Nussbaum, im Gegensatz zu den oben angeführten Angaben von Corning, dass der *Oculomotorius* und *Trochlearis* zu der *Trigeminusgruppe*, und der ventral entsprungene *N. abducens* zu der *Acustico-Facialisgruppe* gehöre.

Le Double (65) beschäftigt sich ebenfalls mit der vergleichenden Anatomie des *Musculus obliquus superior* im Anschluss an höchst interessante Anomalien, die er bei zwei Leichen beobachtet hatte. In dem einen Falle fand er bei einem Manne von 67 Jahren vollkommenes

Fehlen der Trochlea und der ganzen hinteren Portion des Muskels. Der Muskel entsprang dort, wo sonst seine Trochlea sitzt, war bandförmig, ganz fleischig und endete mit einer kurzen Sehne am Bulbus. Er verhielt sich also ähnlich, wie unten am Auge der *M. obliquus inferior*. Sonst war keine Anomalie in der ganzen Orbita zu finden.

Die zweite Anomalie fand sich bei einer 29 Jahre alten Frau, nur auf der rechten Seite. Hier lag oberhalb der Sehne des *M. obliquus superior* in ihrem Verlauf von der Trochlea zum Bulbus hin, ein sehr dünnes Bändchen, das aus quergestreiften Muskelfasern bestand. Es endete am Bulbus oberhalb, und etwas nach aussen von der Sehne des *Obliquus* und war an der Orbitalwand dicht neben der Trochlea befestigt. Auch hier fanden sich sonst keine Anomalien.

Es ist eben erwähnt, dass bei den Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln der Muskel ganz fleischig ist, und von der medialen Orbitalwand entspringt. Bei den meisten Säugetieren verhält er sich ähnlich wie beim Menschen, aber auch hier ist es nach Le Double immer möglich, in der medialen Partie der Sehne mit dem Mikroskop quergestreifte Muskelfasern nachzuweisen, die nach dem Bulbus hin sich dann allmählich verlieren. Bei einer ganzen Reihe von Säugetieren liegt die Trochlea noch ziemlich weit hinten in der Orbita (*Ruminantia*, *Rodentia*, *Perissodactyla*) und die vordere Portion des Muskels ist teilweise fleischig. Bei den Carnivoren rückt die Trochlea schon vor, ähnlich wie bei den Primaten. (Ähnliche Verhältnisse fand Göppert (40) bei *Echidna*, wo die Trochlea fehlt, während bei *Ornithorhynchus* schon eine vorhanden ist.)

Die zuerst beschriebene Anomalie des Muskels entspricht also den Verhältnissen, wie wir sie dauernd bei den niederen Vertebraten finden, die zweite Anomalie stellt eine Zwischenstufe zu den höheren Wirbeltieren (Primaten) dar, die ähnlich auch bei mehreren Klassen der Säugetiere vorkommt, bei denen also dann neben dem *Obliquus superior* der höchsten Wirbeltiere auch die niedere Form noch erhalten ist.

Zu den Anomalien im Gebiet des *Musculus obliquus superior* gehört auch die Beobachtung, die Allis (3) bei einem erwachsenen *Carcharias* gemacht hat. Er fand auf der linken Seite den Muskel von der Orbita entspringen und sich dann mehr oder weniger vollständig in zwei Teile spalten. Die laterale Portion verhält sich genau wie sonst: die mediale Portion ging aber an die ventrale Wand des dorsalen Walles der Orbita. Beide Portionen wurden vom *Nervus trochlearis* innerviert.

Die anderen Nerven und Muskeln waren normal, nur der Musculus rectus superior und medialis waren zwei Teile eines von der Orbitalwand entspringenden Muskels. Sie waren bis zur Hälfte ihres Verlaufes vereinigt. Allis glaubt, dass diese Anomalie des M. obliquus superior ein Beweis für die Wanderung des Ursprungs des Muskels von hinten nach vorn sein könnte, und die gemeinsam entspringenden Recti entsprächen vielleicht dem vom oberen Ast des Oculomotorius innervierten Rectus superior der höheren Vertebraten, wie das oben näher ausgeführt wurde.

Die ausserordentlich auffallende Thatsache, dass der Nervus trochlearis entgegen dem Verhalten sämtlicher anderen Gehirnnerven von der dorsalen Seite des Gehirns entspringt, hat mancherlei Erklärungsversuche hervorgerufen. Ausser dem dorsalen Austritt ist ferner bemerkenswert die dorsal von der Centralhöhle des Gehirnröhres befindliche Kreuzung der beiden Nn. trochleares am Austritte (Chiasma trochleare), wodurch die Fasern des rechten Nervus trochlearis zum linken Musculus obliquus superior und umgekehrt gelangen. (Ultradorsaler Abgang, His). Fürbringer (31, 32) hat die bisherigen Erklärungsversuche zusammengestellt und auch einen neuen gegeben, auf die wir hier kurz eingehen müssen. Nach ihm giebt es folgende Erklärungsversuche:

1. Die einen führen die Eigentümlichkeit des dorsalen Abganges des Nervus trochlearis und, soweit berücksichtigt, die dorsale Trochleariskreuzung auf centrale Konfigurationen innerhalb des Gehirns zurück.

2. Andere erblicken in der nahen Nachbarschaft oder Zugehörigkeit zu einstmals dorsal mit dem Gehirn verbundenen Nerven oder Ganglienzellen die Ursache der dorsalen Lage des Nervus trochlearis.

3. Noch andere suchen die Erklärung des dorsalen und ultradorsalen Austrittes in der Relation zu seinen in ursprünglicher dorsaler Lage angenommenen Endorganen.

1. Zu denen, die intracerebrale Vorgänge als Erklärung verantwortlich machen wollen, gehören His, van Wijhe, Rabl, Martin Koelliker, Dohrn, Haller und Neal.

His (49) glaubte die Eigentümlichkeit des Verlaufes dieses Nerven vielleicht auf die starke Abplattung des Gehirnröhres im Isthmusbezirke zurückführen zu können, die einer sagittalen Richtung der faserbildenden Zellen und der von ihnen ausgehenden Achsencylinder günstig sein muss.

van Wijhe (108) nahm an, dass der Trochlearis ursprünglich wie der Nervus oculomotorius und andere ventral-motorische Nerven einen

ventralen Abgang vom Gehirn gehabt habe, dass aber das Anwachsen des Vorderstranges zur Olive und zu der nach dem Corpus quadrigeminum verlaufenden Schleife, die einst ventral abgehenden Trochleariswurzel über die Schleife zu ihrem dorsalen Austritt geführt habe.

Rabl (86) umgekehrt glaubte aus einer Reihe von Beobachtungen an Selachiern, Vögeln und Säugetieren schliessen zu können, dass die Oculomotoriuswurzel, die anfangs ebenso wie der Trochlearis aus der dorsalen Kante des Mittelhirnes austreten musste, aus dieser Lage allmählich durch die Ausbildung der Pedunculusbahnen verdrängt und an die ventrale Seite verschoben wird.

Nach Untersuchungen an Katzenembryonen nahm Martin (76) an, dass Oculomotorius und Trochlearis zunächst eine gemeinschaftliche dorsale und ventrale Wurzel haben. Nach und nach rücken aber die Neuroblasten beider Nerven auseinander, bis die des Oculomotorius in die ventrale, die des Trochlearis in die dorsale Lage gekommen sind, und nun beginnt bei dem Trochlearis über die dorsale Mittellinie hinweg eine Vermehrung und weitere Kreuzung der Neuroblasten in das Gebiet der anderen Seite hinein, worüber aber ebenso wie über den Verbleib der ursprünglich ungekreuzten Trochlearisfasern Abschiessen des nicht erbracht werden konnte. Jedenfalls ist nach Martin die dorsale Trochleariskreuzung eine ventrale und den centralen, ventral vom Ventrikel befindlichen Kreuzungen der übrigen Hirnmassen gleichzusetzen.

Koelliker (56) sah die Lücken in dem mangelhaften Erklärungsversuch von Martin, und sprach sich gegen die Vergleichung der ventralen und dorsalen Kreuzungen aus; er nimmt eine Wanderung von Neuroblasten, die ursprünglich dorsal in der Mittellinie gelegen waren, in das Gebiet der Gegenseite an, und vergleicht den Vorgang Beobachtungen ähnlicher Verhältnisse beim Rückenmark.

Dohrn (27) giebt an, dass der Trochlearis aus isolierten Elementen der Ganglienleiste hervorgehe, dass er von der Peripherie nur dorsal in das Medullarrohr in horizontaler Richtung hineinwache, und dabei in die Zellen des anderen Antimers hinübergreife, wodurch, wie Martin ganz richtig bemerkt, eine centrale Kreuzung seiner Fasern entstehe.

Haller (44), der diese schwierige Frage mit grosser Vorsicht behandelt, kann keine Erklärung des eigentümlichen Verhaltens des Nerven, auch wenn man die Verhältnisse des Rückenmarkes in Betracht zieht, geben. „Es könne nur an Möglichkeiten gedacht werden, entweder, dass es sich um Neubildungen innerhalb des Trochlearisgebietes handele, oder dass ursprünglich bestandene motorisch-dorsale Kreuzungen bei der

Differenzierung des Gehirnes sich an einer Stelle noch erhalten hätten, bei der Differenzierung des Rückenmarkes aber in demselben aufgehoben wurden.“

Auch Fürbringer ist der Ansicht, dass ein Teil der Lageveränderungen im centralen Nervensystem durch Korrelationen zu den nachbarlichen Bahnen und Ganglien, sowie das Vor- oder Zurücktreten dieses oder jenes centralen Systemes bestimmt wird; den Hauptfaktor für alle diese Umwandlungen sucht er aber in dem Verhalten und den Anpassungen der peripherischen Gebilde (Endorgane), mit denen die centralen Teile durch die peripherischen Nerven in Verband stehen, wie wir noch genauer sehen werden. Dass direkt entgegengesetzte Erklärungen von den verschiedenen Autoren gegeben worden, spricht für die Schwierigkeit der Frage.

2. Schwalbe (89) hatte schon vor längerer Zeit folgende Erklärung des Trochlearisverhaltens gegeben. Er ging von den Thatsachen aus, dass die motorischen Kerne des Nervus oculomotorius und des Trochlearis bei ausgebildeten Selachiern neben seinen motorischen Fasern auch sensible Zweige an die Conjunctiva und die Haut der Augenlider abgeben. Daraufhin fasste er den Trochlearis als eine zu dem Oculomotorius (der eine ventrale Wurzel repräsentiere) gehörige dorsale motorisch-sensible Wurzel und zugleich auch als dorsalen Ast auf, der seine bei Selachiern noch nachweisbaren sensiblen Anteile bei den höheren Wirbeltieren verloren habe und nun nur noch als ein motorischer, dorsaler Ast auftrete. Ontogenetische Beobachtungen scheinen insofern eine Stütze dieser Theorie zu sein, als sie einen ausgebreiteten embryonalen Verband des Trochlearis mit Ganglienzellen und Nervenfasern erwiesen, die von der dorsalen Nervenleiste abstammten. Froiep (33), Miss Platt (84) und Dohrn haben weitere, in dieser Hinsicht wichtige Beobachtungen erbracht.

Nach Fürbringer sind die sensiblen Anteile zum Trochlearis, soweit es sich um ausgebildete Tiere handelt, überschätzt; bei diesem Erklärungsversuch handelt es sich nach ihm im wesentlichen um einfache Aneinanderlagerungen von Hautästen aus dem Gebiete des Trigemini. Dass die embryologischen Beobachtungen noch manche Lücken aufweisen, muss anerkannt werden. Nach der Äusserung von Dohrn darf man von ihm speziell darüber in künftigen Arbeiten Aufklärung erwarten.

3. Zu der Reihe der Erklärungsversuche, die das Verhalten der Endorgane berücksichtigen, ist zuerst der Gedanke von Hoffmann zu erwähnen, der die Frage aufwarf, ob der Nervus trochlearis vielleicht

dem Parietalaug zugehört hat. Natürlich kann er als eigentlicher Sinnesnerv hierfür nicht in Frage kommen, sondern als Nerv, der z. B. die Schutzorgane des dritten Auges versorgt hat. Diesen Gedanken nahm, nachdem ihn Hoffmann selbst fallen gelassen hatte, Fürbringer wieder auf, indem er annahm, dass in dem dorsalen Gebiete des Parietalauges ein alter, von den Myomeren der dahinter gelegenen Gegend abstammender dorsaler Muskel für die Bewegung dieses Sinnesorganes vorhanden gewesen sein möge, der von einem dem Mittelhirn entspringenden Nerven versorgt wurde. Ferner nahm er an „dass der *Musculus obliquus superior* mit dem *Nervus trochlearis* von jenem alten Muskel- und Nervengebilde abgeleitet werden könne derart, dass aberrative Teile derselben unter antimerer Überwanderung mit den lateralen bleibenden Augen sich verbanden und zu dem genannten, noch jetzt vorhandenen Muskel und Nerven sich ausbildeten, während das alte Gebilde mit der Reduktion des Parietalauges in völlige Rückbildung trat. Durch diese supponierte, antimere Überwanderung und Kreuzung der beiden *Musculi obliqui superiores* entstand zugleich das dorsale *Chiasma trochleare*“, das Fürbringer somit als ein durch peripherische Ursachen bedingtes und darum als peripherisch zu beurteilendes auffasst.

Zustimmung fand diese Theorie oder Idee Fürbringers bei Gaskell, während Rabl und Dohrn sich energisch gegen sie aussprachen.

In seiner neuesten Publikation bespricht Fürbringer (32) genauer, als er es früher thun konnte, die Verhältnisse des *Trochlearis* bei verschiedenen Vertebraten, wonach der Nerv als motorischer mit seinen sicher erkannten Teilen von einem wahrscheinlich der lateral-motorischen Reihe angehörigen (resp. intramediär zwischen ihr und der medial motorischen Reihe befindlichen) und kaudal hinter den *Nuclei oculomotorii* gelegenen Nervenkerne des Mittelhirnes ausgeht. Nach mehr oder minder langem intracerebralen, zahlreiche Durchflechtungen mit der absteigenden Wurzel des *Trigeminus* darbietenden, kaudal und dorsal gerichteten Verlaufe verlässt er unter totaler (oder ganz überwiegender) Austrittskreuzung das Gehirn an der dorsalen Gegenseite im Bereiche des hinteren Endes der Mittelhirndecke. Nach kürzerem ventralwärts gehenden (*Petromyzonten*) oder längerem ventral- und rostralwärts gerichteten (*Gnathostomen*) Verlaufe gelangt er zu dem dorsalsten Augenmuskel (*Gnathostomen*). Die sensiblen Eigenschaften sind, wie oben schon erwähnt, noch nicht sicher erwiesen. Seine Beziehungen zum *Trigeminus*, wie auch zum *Oculomotorius* sind noch

näher zu untersuchen. In seinem ganzen Verlaufe unterscheidet er sich sehr wesentlich von dem N. abducens und oculomotorius.

Auch entwicklungsgeschichtlich soll der Nerv (namentlich nach Froriep und Dohrn) eigenartige Verhältnisse aufweisen. Aus Derivaten der Ganglienleiste des Trigeminus sensu latiori wächst der Trochlearis von der Peripherie her dorsal in das Medullarrohr in horizontaler Richtung hinein und greift dabei in die Zellen des anderen Antimers über, wobei das von Dohrn als centrale Kreuzung gedeutete Chiasma gebildet wird. Verschiedene Autoren haben dadurch sich veranlasst gesehen, den Trochlearis als einen ursprünglich sensiblen Nerven aufzufassen, der erst sekundär motorische Eigenschaften gewonnen habe. So viele Divergenzen bestehen in diesem überaus schwierig zu untersuchenden Gebiete, dass man bis jetzt kaum von einem auch nur vorläufigen Abschlusse reden kann.

Auch die Entstehung und Deutung der übrigen Augenmuskelnerven zeigt, wie die Zusammenstellung von Fürbringer auf pag. 124—126 beweist, so viele Unklarheiten, dass wir noch mancher Untersuchung bedürfen, um die Frage einigermaßen klarzustellen.

Jedenfalls findet Fürbringer doch aus den bereits vorliegenden Beobachtungen, dass der Trochlearis mit seinem Muskel am weitesten dorsal gelegen ist. Das dorsal gelegene Parietalauge (oder Parietalaugenpaar) muss ursprünglich in grosser Nähe neben den lateralen Augen gelegen haben, die Muskulatur beider Augenarten mag nahe nebeneinander gewesen sein, sodass Fürbringer die Verwertung von Muskeln des geschwundenen Auges für das bleibende leicht verstehen kann. Ein Übergreifen von rechts nach links und umgekehrt mag hier um so leichter vor sich gegangen sein, als keine mediane Flosse ein Hindernis bildete. Einen direkten Beweis für diese Theorie gibt es, wie Fürbringer selbst eingesteht, nicht.

Dass der *Musculus obliquus superior* auch noch bei recenten Tierformen seine „Vagantennatur“ nicht aufgegeben hat, beweisen eine Reihe vergleichender und entwicklungsgeschichtlicher Beobachtungen, die schon lange bekannt sind, und die oben angeführt wurden.

Auf die Bemerkungen Dohrns, der von der Fürbringerschen Idee nichts wissen will, können wir erst genauer eingehen, wenn seine angekündigten ausführlichen Mitteilungen vorliegen. Dass die Fürbringerschen Gedanken kühn und auf Vermutungen mehr als auf Beobachtungen gegründet sind, und dass noch eine Reihe von Untersuchungen gemacht werden müsse, um ihr festeren Boden zu gewinnen, gesteht Fürbringer selbst unumwunden ein.

Bei der Besprechung der Fürbringerschen Arbeit sind wir zugleich in die Wurzelgebiete der Augennerven gekommen, die neuerdings mehrfach bearbeitet sind, sodass in den Hauptpunkten wenigstens Klarheit geschaffen ist.

Die Wurzelgebiete der Augennerven, ihre Verbindungen und ihr Anschluss an die Hirnrinde sind von Bernheimer (13—19) in hervorragenden und überaus sorgfältigen Untersuchungen klargestellt worden. Über den Oculomotorius giebt er folgendes, nach eigenen Untersuchungen und nach den Beobachtungen anderer Forscher an: Die Kernmasse, aus der das dritte Nervenpaar entspringt, liegt ganz im Gebiet des vorderen Vierhügelpaares, unter dem Aquaeductus Sylvii, in einer verschieden starken Ausbuchtung des ebenda in sagittaler Richtung in Form einer Hohlrinne verlaufenden dorsalen Längsbündels. Die beiden grossen Hauptkernhaufen (6 mm lang in sagittaler Richtung) grenzen nach hinten unmittelbar an die viel kleineren Trochleariskerne. Eine Grenze zwischen den beiden Ganglienzellengruppen ist nur durch die Art des Austrittes der Wurzelfasern gegeben. Im grossen und ganzen gestaltet sich der frontale Durchschnitt der Hauptkerne als ein nahezu gleichschenkliges Dreieck mit einer gegen das Längsbündel ventral gerichteten Spitze und vollkommen abgerundeten dorsalen Ecken. Die Gesamtmasse der Hauptkerne ist rechts und links von der Medianlinie in einem nach aussen schwach konkaven Bogen mit konvergierendem, zugespitztem, ventralem Fussende und divergierendem, etwas kolbigem, dorsalem Kopfende angeordnet.

Auf allen Frontalschnitten durch die Hauptkerne sieht man diese lateral und ventral von Querschnitten des hinteren Längsbündels eingerahmt. Zwischen den Quer- und Schrägschnitten des Längsbündels und ventral von diesem findet sich, ganz besonders zahlreich in der distalen Hälfte, eine ganz bemerkenswerte Anzahl von einzelnen zu Gruppen vereinigten Ganglienzellen (Lateralzellen), die in jeder Beziehung mit den Ganglienzellen der Hauptgruppe identisch sind. Sie sind gewissermassen als Ausläufer der Hauptkerne aufzufassen.

In den Hauptkernen ist nicht, wie man bisher annahm, eine Gliederung zu erkennen; diese, obwohl oft beschrieben, beruht auf einer Täuschung.

In dem Zwischenkernraum treten proximalwärts Ganglienzellenhaufen auf, die als paarige kleinzellige Medialkerne beschrieben worden sind. Unter diesen liegt genau in der Mittellinie ein unpaarer Kern, den Bernheimer den unpaarigen, grosszelligen Mediankern

nennt. Alle diese Kerne werden als Nebenkern den Hauptkernen gegenübergestellt, gehören aber unbedingt zu dem Oculomotorius.

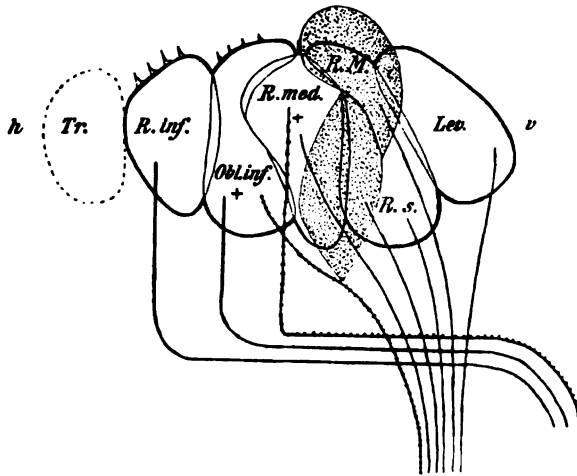


Fig. 1.

Schematischer Sagittalschnitt durch den Hauptkern und die Nebenkern des Oculomotorius. Die schwarzen Linien zeigen den Verlauf der austretenden Fasern. Die punktierten Linien zeigen bei gemischten Fasern, die geringere Menge der Faserart an. Tr. = Nervus trochlearis. h. = hinten. v. = vorn. R. M. = Binnenmuskeln des Auges. Nach Bernheimer, Wurzelgebiete der Augenerven in Graefe-Saemisch, Handbuch der gesamten Augenheilkunde. 2. Aufl. 16. Lieferung. I. P. I. Bd. VI. Kap. pag. 60. (Etwas vereinfacht, da im Original mehrfarbig.)

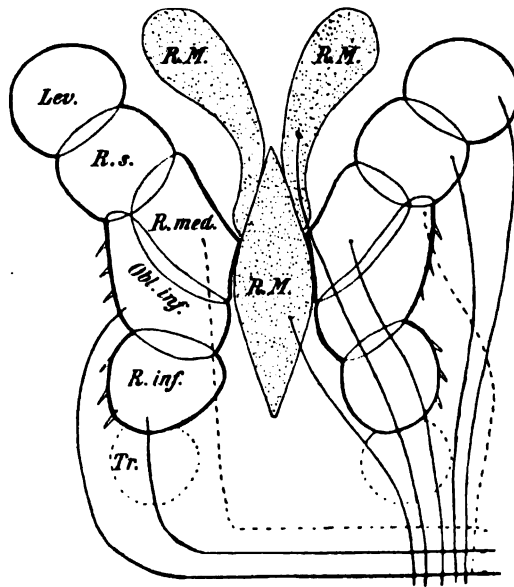


Fig. 2.

Schematische Flächenprojektion der Zellgruppe in den Kernen des N. oculomotorius. Sonst alles wie Fig. 1.

Was nun den Ursprung und Verlauf der Wurzelfasern anbelangt, so führt der distale Teil des Hauptkernes fast nur gekreuzte Fasern. Es finden sich im hintersten ersten Achtel ausschliesslich gekreuzte Fasern, gegen Ende des zweiten Achtels sieht man nahe dem Medianspalt die ersten spärlichen ungekreuzten Fasern, im dritten Achtel sind sie schon zahlreicher und gegen die Mitte des Kernes sind die ungekreuzten Fasern weitaus zahlreicher. In der vorderen Hälfte der Seitenhauptkerne verlaufen nur ungekreuzte Fasern. Diese bilden den medialsten Teil des dritten Gehirnnerven.

Im kleinzelligen Medialkerne entspringen jederseits zarte Nervenfasern, die gemeinsam mit den ungekreuzten Oculomotoriusbündeln das Kerngebiet ungekreuzt verlassen. Aus dem unpaaren Nebenkern entspringen auch Oculomotoriusfasern, die den ungekreuzten Fasern zuzurechnen sind.

Sämtliche gekreuzte und ungekreuzte Fasern bleiben es auch bei ihrem ganzen Verlauf und vereinigen sich erst, kurz bevor sie das Gehirn verlassen, zum gemeinschaftlichen Oculomotoriusstamm.

Bezüglich der Lage der zu bestimmten Augenmuskeln gehörigen Ganglienzellengruppen haben die Degenerationsversuche, die Bernheimer an Affen (*Macacus Rhesus*) angestellt hat, folgende Resultate geliefert.

Die Läsion des kleinzelligen Medialkernes bewirkt isolierte gleichseitige Lichtstarre, der Kern ist also als Sphinkterkern aufzufassen, während der grosszellige unpaare Kern als Centrum für die Accommodation aufzufassen ist.

Durch die Ausschneidung der äusseren Augenmuskeln konnte festgestellt werden, dass die Hauptkerne wie die dazu gehörigen Lateralzellen die Lokalisationsstätte der äusseren Augenmuskeln sind, und nicht in scharfgetrennte Einzelkerne zerfallen, sondern dass die Zellgruppen für die einzelnen Muskeln sich wohl physiologisch abscheiden lassen, in ihren Grenzbezirken jedoch mehr oder weniger in einander übergehen. (cf. Fig. 1 u. 2).

Im distalen Teile des rechten Hauptkernes anschliessend an den Trochleariskern, und in den diesem Teile anliegenden Lateralzellen findet sich die Wurzelstätte des Rectus inferior des gekreuzten, linken Auges.

Daran reiht sich die Zellgruppe für den Obliquus inferior des linken gekreuzten Auges an; aus dem dickeren, ventralwärts gelegenen Kernanteil entspringen Fasern, welche den Obliquus inferior des gleichseitigen rechten Auges versorgen.

Es folgt hierauf die Zellgruppe für den Rectus internus des rechten, gleichseitigen Auges. Aus dem breiten, dorso-lateralen Teile der Zellgruppe und den zugehörigen Lateralzellen entspringen Fasern, die zum Rectus internus des gekreuzten linken Auges ziehen.

Dieser Zellgruppe schliesst sich jene für den Rectus superior des rechten gleichseitigen Auges an. Hier sind keine Lateralzellen mehr vorhanden.

Der proximalste Anteil des rechten Hauptkernes wird von Zellen gebildet, die dem Levator des rechten, gleichseitigen Auges anzugehören scheinen.

Die inneren Centren sind von den sie umgebenden Centren der Muskeln deutlich getrennt. Nur das Gebiet des Rectus internus tritt ventral in Berührung mit dem grosszelligen Mediankern (Accommodation?) dieser mit dem kleinzelligen Medialkern (Sphincter pupillae), sodass die gelegentliche Zusammenwirkung von Konvergenz, Accommodation und Pupillenspiel erklärlich wird.

Neben diesen Resultaten, die durch die Degenerationsmethoden erlangt sind, hat Bernheimer auch durch direkte Reizung mit schwachen Strömen die Richtigkeit der mitgeteilten Beobachtungen bestätigen können.

Der Kern des Trochlearis liegt im Bereiche des proximalen Abschnittes des hinteren Vierhügels rechts und links von der Medianlinie in einer stark entwickelten dorso-konkaven Ausbuchtung des Längsbündels, als ein ansehnlicher Zellenhaufen. Er zeigt eine halbkugelige Gestalt mit dorsalwärts gerichteter Wölbung. An seinem Anfangsteile also nach dem Oculomotoriuskerne hin, ist er besonders zellarm. Die Ganglienzellen haben grosse Ähnlichkeit mit denen des Oculomotorius.

Der Verlauf der Trochlearisfasern ist ein vielfach gewundener bis zur Austrittsstelle aus dem Gehirn. An der lateralen Seite des Kernes sieht man die Wurzelfäserchen, die mitunter bis weit in die Kernmasse verfolgbar sind, austreten und sich sogleich in sanftem Bogen kaudalwärts wenden. Sie verlaufen eine kurze Strecke nahezu horizontal in sagittaler Richtung nach hinten, sich dicht an den lateral liegenden Fasciculus longitudinalis haltend und wenden sich allmählich wieder in sanft aufsteigendem Bogen dorsalwärts bis etwa zur Höhe der absteigenden Trigeminiwurzel im Niveau des sich hier schon erweiternden Aqueductus Sylvii. In dem Velum medullare anterius kreuzen sie sich in bekannter Weise, nach dem sie sich zu einigen Bündeln gesammelt haben. Die Kreuzung ist beim Menschen eine vollständige.

Der Ursprungkern des Abducens liegt weiter nach hinten als ein kugliches Gebilde in bekannter Weise in dem Facialisknie. Alle Fasern des Nerven laufen ungekreuzt bis zu ihrer Austrittsstelle. Von der ventralen Seite des Kernes laufen feine Fasern zu der oberen Olive, deren Bedeutung noch ungewiss ist.

Von grosser Bedeutung für die Erkenntnis der Art und Weise, wie gewisse Synergien der motorischen Augennerven zustande kommen, und wie wichtige Reflexe im Gebiet der Augennerven ausgelöst werden, sind die anatomischen Beziehungen dieser Wurzelgebiete zu einander und zu anderen meist in ihrer Nähe liegenden Nervenkernen und Faserzügen.

Von besonderer Wichtigkeit sind zunächst die anatomisch sicher nachgewiesenen Verbindungen des dorsalen Längsbündels mit den Kernen der Augenmuskelnerven. Dieses Bündel ist als unmittelbare Fortsetzung der Vorderstranggrundbündel des Rückenmarks, wie bekannt, aufzufassen und führt hauptsächlich centripetale Bahnen.

Leicht ist beim Menschen auf sagittalen Schnitten das Einstrahlen seiner Fasern in den Hauptoculomotoriuskern und den Trochleariskern nachzuweisen. In beide Kerne strahlen nur gleichseitige Fasern hinein. Beim Abducenskern liegen die Verhältnisse ebenso, sind nur wegen der grossen Entfernung zwischen den beiden Gebilden schwieriger nachzuweisen. Die Augenmuskelkerne werden also durch diese Fasern des hinteren Längsbündels sowohl in aufsteigender wie absteigender Richtung in Verbindung gebracht. (Letzteres hat Spitzer bewiesen [94]).

Diese Beziehungen sind auch durch die eingehenden Untersuchungen Cramers (24) erwiesen, der darüber folgende Ergebnisse zusammenstellt:

1. Es besteht eine direkte Beziehung zum Oculomotorius- und Trochleariskern.
2. Diese Beziehung findet sowohl lateral als auch dorsal und ventral im Kern statt.
3. Die ventrale Beziehung findet sich beim Oculomotoriuskern nur in dem mediansten Teile, wo keine Wurzelfasern austreten.
4. Der III. Kern wird von dem in seinen Fascikeln auseinanderweichenden hinteren Längsbündel hängemattenartig umfasst, während der Trochleariskern auf einzelnen, namentlich Sagittal- und Frontalschnitten, nestartig in die hinteren Längsbündel eingebettet ist.
5. In der ventralen Ausbuchtung des hinteren Längsbündels stossen die Fasern des rechten und linken Längsbündels so nahe zusammen, dass eine Beziehung nicht ausgeschlossen erscheint. Eigentlich kreuz-

zende Fasern existieren indessen nicht. Auf der Strecke zwischen der Kommissur am proximalsten Ende des hinteren Längsbündels und dem

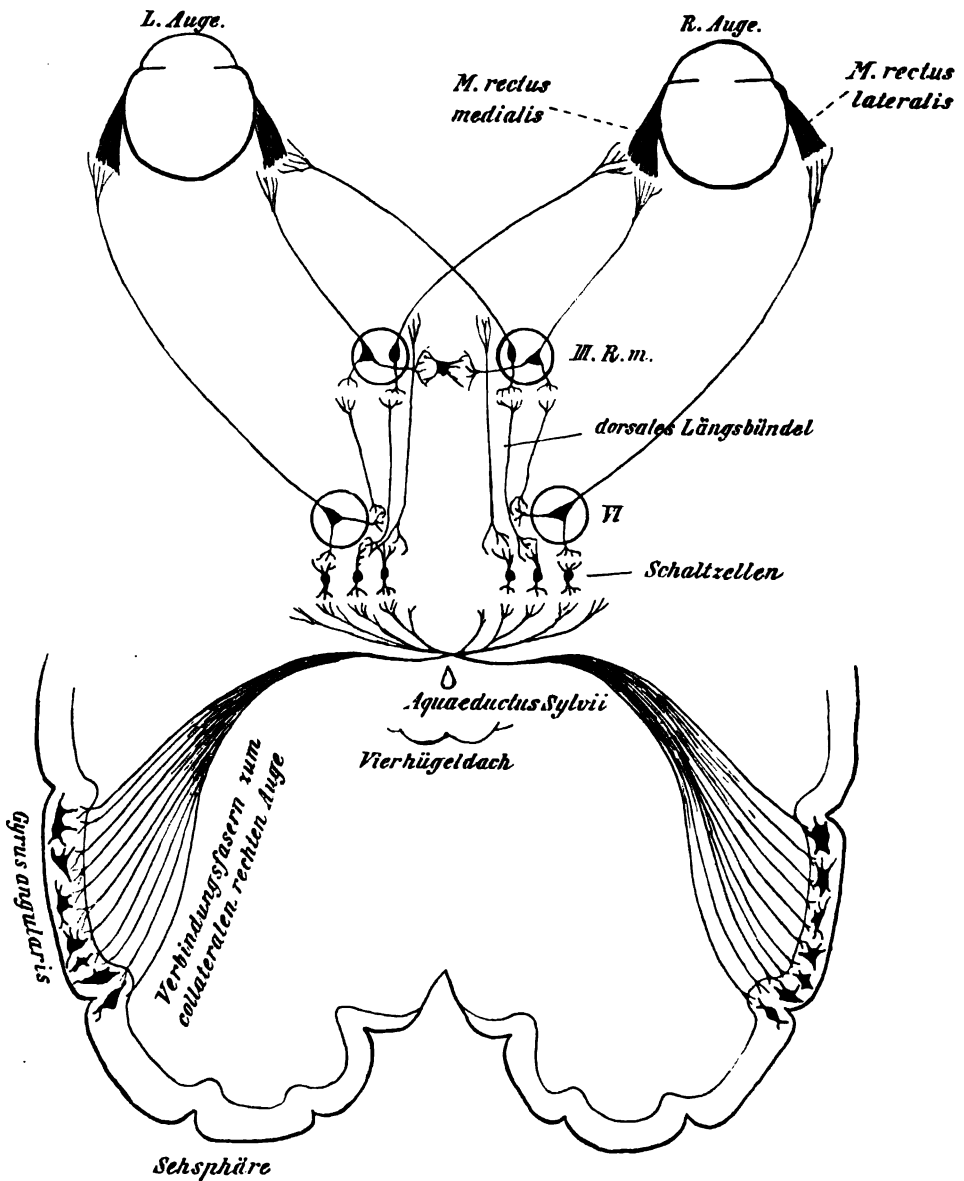


Fig. 8.

Schematische Darstellung der Innervation für die Seiten- und Konvergenzbewegung der Augen.

III. R. i. Centrum des Musculus rectus medialis. VI. Kern des Abducens. Nach Bernheimer, Ätiologie und pathologische Anatomie der Augenmuskellähmungen in Graefe-Saemisch, Handbuch der gesamten Augenheilkunde. 2. Aufl. II. Teil. VIII. Bd. XI. Kapitel. Nachtrag II. pag. 40 (vereinfacht).

distalen Ende des Aquaeductus Sylvii finden sich ausgesprochene Kreuzungen oder Kommissuren, zwischen dem rechten und linken hinteren Längsbündel nicht. Allerdings kann eine derartige Verbindung für die Gegend des Oculomotoriuskernes nicht ausgeschlossen werden.

6. Beziehungen zum Nervus abducens sind sicher vorhanden.

Ausserdem hat das Bündel noch Beziehungen zum Thalamus opticus, Corpus Luysii, möglicherweise auch zum Corpus geniculatum laterale und Tractus opticus und zu fast sämtlichen Hirnnervenkernen mit Ausnahme vielleicht des Glossopharyngeus und Vagus. Auf die anderen Verbindungen kann hier nicht eingegangen werden.

Ganz besonders wichtig sind die Verbindungen zwischen dem Abducens und jenen Zellen des Oculomotoriuscentrums, die Fasern für den Rectus medialis entsenden. Diese sind aber noch nicht völlig aufgeklärt. Der Rectus medialis scheint nach Bernheimers Untersuchungen seine Fasern nicht allein von Ganglienzellen des gleichseitigen Oculomotorius-Hauptkernes, sondern auch von bestimmten Zellen des gekreuzten Kernes zu erhalten, wie oben angegeben. Wenn nun dieser gemischte Ursprung der Fasern für den Rectus medialis zu Recht besteht, dann wäre auch eine einfache anatomische Grundlage für den Synergismus zwischen Rectus medialis der einen Seite und dem Rectus lateralis der anderen gegeben, denn die Verbindung zwischen dem Abducens und Oculomotoriuskern derselben Seite durch das Längsbündel ist ja anatomisch nachgewiesen.

Durch die Verbindung des Abducenskernes mit der oberen Olive, die zum Acusticus Beziehungen hat, könnten sehr gut die bekannten reflektorischen Augenbewegungen nach Schalleindrücken ausgelöst werden.

Von mannigfacher Bedeutung ist der Nachweis einer Verbindung auch nur des Oculomotoriuskernes mit dem Sehnerven, namentlich zwischen jenen Teilen des Oculomotoriuscentrums, die die Binnenmuskulatur des Auges, hauptsächlich den Sphincter pupillae beeinflussen. Damit wäre die anatomische Grundlage für das Zustandekommen der Lichtreflexe gegeben.

Bernheimer hat nun durch seine Untersuchungen nachgewiesen, dass jene Sehfasern, die den Pupillarreflex vermitteln, ebenso wie alle anderen im Chiasma eine partielle Kreuzung eingehen, und dass ferner die Endigungen dieser auf bestimmten Wege zum Oculomotoriuscentrum gelangenden Sehnervenfaser (Pupillarfasern) mit den Nebenkernen des Oculomotorius und ganz besonders mit dem paarigen, kleinzelligen Medialkern (Sphinkterkern) in Beziehung treten.

Diese Beziehungen werden von den Opticusfasern aber wahrscheinlich nicht direkt dem Oculomotorius übermittelt, sondern mit Hilfe von Schaltzellen, die im ganzen centralen Höhlengrau als kleine rundliche Zellen verstreut liegen. Bei einem Affen, dem jene Vierhügelgegend, wo diese Opticusfasern enden, zerstört war, zeigten sich keine Sehstörungen, sondern eine geringe Erweiterung und Trägheit der Pupille. Dass diese Pupillarfasern sich partiell kreuzen, ist experimentell für den Affen erwiesen.

Infolge der Verbindung der motorischen Kerne durch das dorsale Längsbündel ist der Einfluss der Sehnerven auf alle übrigen motorischen Augenerven wahrscheinlich gemacht.

Nun bleibt noch übrig zu eruieren, in welcher Weise der Anschluss der Augenerven und ihrer Kerne an die Grosshirnrinde sich gestaltet. Dazu müssen wir uns hauptsächlich des physiologischen Experimentes bedienen, da der anatomische Nachweis allein noch unausführbar ist.

Bernheimer hat am Affen diese Experimente angestellt, die folgende Ergebnisse gefördert haben.

1. Der Gyrus angularis und ganz besonders das mittlere Drittel seiner beiden Schenkel ist ein ausgesprochenes, das einzige Rindenfeld für die synergischen Augenbewegungen.

2. Der rechte Gyrus angularis beeinflusst die Bewegungen beider Augen nach links, links oben und unten. Der linke Gyrus dieselben nach rechts, rechts oben und unten.

3. Die vorderen Vierhügel sind weder ein Reflexcentrum für die Augenbewegungen, noch ziehen die Neurone zur Hirnrinde durch die Vierhügel hindurch; denn nach Abtragung der vorderen Vierhügel bis zum Aquaeductus Sylvii lassen sich immer noch durch Reizung des Gyrus angularis beider Seiten die normalen Bewegungen beider Augen hervorrufen.

Affen mit beiderseitig oder einseitig zerstörtem vorderen Vierhügel führen noch tadellose synergische Augenbewegungen aus, und sie können am Leben erhalten werden, ohne irgend welche erkennbaren Störungen der Augenbewegungen trotz drei- bis vierwöchentlicher, täglicher Beobachtung aufzuweisen.

4. Da nach medianer Durchschneidung der Gehirnsubstanz zwischen Aquaeductus sylvii und Kernregion der Augenmuskeln auf Reizung der beiden Gyri angulares gar keine Augenbewegung mehr erfolgt, die beiden Augen sich aber noch spontan regellos und unabhängig voneinander bewegen, so müssen die Verbindungsneuronen von den Augenmuskeln zur Rinde des Gyrus angularis sämtlich gekreuzt verlaufen. Die

Kreuzung der Verbindungsneuronen (Stabkranzfasern) muss in der Mittellinie jedoch unter dem Niveau des Aquaeductus Sylvii zwischen diesem und den Augenmuskelkernen stattfinden.

5. Die Endbäumchen der Stabkranzfasern treten vermutlich durch Vermittelung von eigenen Schaltzellen mit den Dendriten der motorischen Ganglienzellen der Augenmuskelkerne in Beziehung.

6. Die Schaltzellen liegen wahrscheinlich im centralen Höhlengrau eingebettet und bilden keinen anatomisch nachweisbaren, geschlossenen Zwischenkern.

7. Infolge der partiellen Kreuzung des Oculomotorius, der totalen Kreuzung des Trochlearis und der durch das dorsale Längsbündel vermittelten Verbindung aller Augenmuskelkerne untereinander können die gekreuzten Stabkreuzfasern des einen Gyrus angularis auf bestimmte synergisch arbeitende Muskeln beider Augen gleichmässig einwirken.

So lassen uns diese erstaunlich präzisen Arbeiten von Bernheimer einen vorzüglichen Einblick in dieses wichtige Kapitel der Hirnnerven gewinnen.

Stilling (97) macht zu den Aufsätzen von Bernheimer die Bemerkung, dass er die Verbindung des Oculomotorius und Opticus durch direkte Faserung nachgewiesen und dass er auf Serienschnitten eine ungekreuzte Wurzel des Trochlearis aus dem Kleinhirn gefunden habe. Man muss dazu aber aus freier Hand schneiden, widrigenfalls man die Ebene des Verlaufes nicht treffen kann.

Auch Bach (7—10) hat sich sehr eingehend mit der Frage nach den Augenmuskelkernen beschäftigt und hat vor allem auch grosses Gewicht auf die vergleichenden Untersuchungen gelegt. In dem ersten Teil seiner Arbeit giebt er zum Schluss eine übersichtliche Zusammenstellung seiner Befunde am Menschen, Affen (*Hapale Jacchus*), bei der Katze und dem Kaninchen, aus der das wesentlichste hervorgehoben sei. Ganz in Übereinstimmung mit Bernheimer giebt er an, dass eine so scharfe und weitgehende Gliederung im Oculomotoriuskerne des Menschen, wie sie früher angenommen wurde, nicht existiert. Diese Angabe bezieht sich natürlich auf den symmetrischen Hauptkern (cf. o.). Ebenso wenig wie beim Menschen existiert bei der Katze und dem Affen eine weitgehende, wirkliche Gliederung des seitlichen Hauptkernes in eine Anzahl von Unterabteilungen. Den Zwischenraum zwischen dem rechten und linken Kern fand Bach am breitesten beim Affen, weniger breit beim Menschen und beim Kaninchen, und eigentlich gar keinen Zwischenraum fand sich bei der Katze.

Zu Beginn des Oculomotorius fand Bach sowohl beim Menschen als beim Affen und der Katze eine etwas reichlichere Anhäufung von grossen Ganglienzellen im dorsalen Bereich des Zwischenkernraumes. Beim Kaninchen waren nur wenige solcher Zellen vorhanden. Diese Zellen gleichen vollständig denen der Hauptkernmasse. Abgesehen von diesen grossen Ganglienzellen sind noch kleinere vorhanden, die sich im ganzen Bereich des Zwischenkernraumes finden, nicht bloss des Oculomotorius, sondern auch des Trochlearis. Sie finden sich auch dorsal, distal und proximal von den Kerngebieten in wechselnder Zahl und verschieden dicht gehäuft. Sie gleichen ganz denen des kleinzelligen (Edinger-Westphalschen) Kernes. Gegen die Mitte des Kerngebietes zu wurden die grossen Ganglienzellen im Zwischenkernraum beim Menschen selten; beim Affen und Kaninchen sind fast gar keine mehr zu sehen; bei der Katze dagegen nehmen sie an Zahl zu und sind nahezu in der ganzen Ausdehnung des Zwischenkernraumes vorhanden.

Eine bestimmte Funktion kommt diesen Zellen nach Bach nicht zu, es ist deshalb kein Grund vorhanden ihnen einen besonderen Namen zu geben.

Im vorderen Teil des Zwischenkerngebietes liegt dann der auch von Bernheimer beschriebene unpaare Mediankern mit grossen Ganglienzellen. Bach fand aber keine scharfe Abgrenzung gegen die Seiten-Hauptkerne. Nur eine zellarme Zone trennt die drei Kerne. Beim Affen und Kaninchen fand Bach diesen Kern fast garnicht ausgebildet. Darin befindet sich Bach nicht im Einklang mit Bernheimer. Die lateral von den Hauptkernen liegenden grossen Ganglienzellen fasst Bach wie Bernheimer als zum Oculomotorius gehörig auf und betrachtet sie auch als Ausläufer der Hauptkerne.

Betreffs der medialen kleinzelligen Kerne befindet sich Bach wieder im Gegensatz zu Bernheimer. Beim Menschen findet er ungefähr entsprechend dem Beginn der proximalen Kernhälfte nicht ganz bis an das proximale Ende heranreichend, in dem Raum zwischen den beiden seitlichen Hauptkernen, dorsal zu beiden Seiten der Medianlinie eine bei Weigert-Präparaten sofort in die Augen springende dichte Anhäufung kleiner Zellen. Seitlich stehen diese durch eine zellärmere Zone mit den Hauptkernen in Verbindung, die Trennung wird nur deutlicher durch ein stärkeres Faserbündel markiert. In der Mittellinie hängen sie durch eine spärlichere Zellansammlung zusammen; auch hier wird ihre scheinbare Trennung durch einen starken Faserzug deutlich gemacht. Diese Zellanhäufung findet sich mehr dorsal auch beim Affen, bei der Katze und dem Kaninchen. Sie tritt bei diesen

Tieren nicht so deutlich hervor wie beim erwachsenen Menschen. Beim Menschen geht dieser dorso-mediale kleinzellige Kern an manchen Schnitten direkt in den kleinzelligen dorso-lateralen Kern über. Letzterer tritt ungefähr gleichzeitig mit dem dorso-medialen Kern in die Erscheinung und bietet dasselbe Aussehen. Zuerst repräsentiert er sich als ein schmales helleres Band, das sich horizontal am dorsalen Ende des seitlichen Hauptkernes hinzieht. In proximaler Richtung nimmt diese kleinzellige helle Anhäufung an Ausdehnung zu, steigt etwas dorso-lateral an und nimmt allmählich eine mehr längliche ovoide Form an. Diese Anhäufung erstreckt sich über das proximale Ende des Oculomotorius-Kernes hinaus.

Beim Affen, dem Kaninchen und bei der Katze tritt dieser dorso-laterale Kern kaum hervor. Man sieht zwar auch bei diesen Tieren kleinere Ganglienzellen direkt anschliessend an das dorsale Ende der Oculomotorius-Hauptkerne; sie sind nur etwas weniger dicht gehäuft und der Komplex zeigt keine so helle Farbe, weshalb er weniger hervortritt. Die kleinzelligen Kerne sind nach Bach kein Bestandteil des Oculomotorius. Die Zellen sehen an Thioninpräparaten ganz anders aus als alle Augenmuskelkerne, ausserdem sind diese kleineren Kerne im ganzen Bereich des Zwischenkernraumes des Oculomotorius und Trochlearis vorhanden. Auch distal vom Trochlearis und proximal vom Oculomotorius-Kerngebiet finden sie sich. - Deswegen ist es Bach von vornherein unwahrscheinlich, dass diese Kerne das Centrum des *Musculus sphincter iridis* bilden, wie Bernheimer angiebt. Auch experimentell ist Bach der Frage näher getreten und fand, dass beim Affen die *Exenteratio bulbi* keine Veränderung der Zellen nach sich zieht. Allerdings kann sich Bach hierfür nur auf ein Experiment stützen im Gegensatz zu Bernheimer, der beim Affen eine ganze Reihe positiver Befunde verzeichnet. Ob diese Zellen überhaupt Beziehungen zu den inneren Augenmuskeln haben, hofft Bach durch weitere Untersuchungen zu entscheiden.

Hinsichtlich des Faserverlaufes hat sich kein prinzipieller Unterschied bei der vergleichend anatomischen Untersuchung ergeben. Sowohl beim Menschen wie beim Affen, Kaninchen und bei der Katze giebt es gekreuzte und ungekreuzte Oculomotoriusfasern.

Darin herrscht zwischen beiden Untersuchern vollständige Übereinstimmung.

Zwischen dem Oculomotoriuskern und dem Trochleariskern ist ein geringer, nicht immer gleich grosser, in der Regel nicht zellfreier, sondern nur zellarmer Bezirk. Die Form des Trochleariskernes ist beim

Menschen und bei der Katze ovoid, beim Kaninchen und bei dem Affen ziemlich rund. Die Länge des Trochleariskernes betrug stets ungefähr ein Drittel der Ausdehnung des Oculomotoriuskernes.

Ziemlich allgemein wird angenommen, dass der Trochlearis sich total kreuzt. Für das Kaninchen kann Bach mit aller Bestimmtheit angeben, dass sich der weitaus grösste Teil der Fasern kreuzt, dass ein kleiner Teil jedoch ungekreuzt verläuft. Bei der Katze überwiegen ebenfalls die gekreuzten Fasern. Auch beim Affen scheint es ebenso zu sein. Beim Menschen glaubt Bach das gleiche annehmen zu können, kann es aber nicht bestimmt behaupten.

Über den Abducenskern ist nur zu sagen, dass er aus genau denselben Zellen besteht wie die übrigen Kerne der äusseren Augenmuskeln.

In dem zweiten Teil seiner Arbeit hat Bach untersucht: den Menschen, die Maus, einen Fisch, die Taube, den Sperling, Kanarienvogel, die Eidechse und den Maulwurf.

In der am Schlusse der Arbeit gegebenen Zusammenfassung sagt der Autor folgendes Allgemeine über die untersuchten Tiere. Die Form des Trochleariskernes ist eine runde oder ovoide. Er ist direkt dem dorsalen Rande des hinteren Längsbündels angelegt. Die aus dem Trochleariskern dorso-lateral austretenden Faserbündel kreuzen sich anscheinend vollständig, zum Teil ist die obere Wand des Aqueductus durch die Trochlearis-Kreuzung mitgebildet, wie besonders deutlich bei *Lacerta agilis* zu sehen. Speziell beim Menschen und der Maus bestehen Beziehungen des proximalen Abschnittes des Trochleariskernes zum Oculomotoriuskern, insofern als die Fasern einer Anzahl Zellen dieses Abschnittes sich wahrscheinlich den Oculomotoriusbündeln beimischen. Vielleicht sind die den Trochleariskern an der medialen Seite verlassenden Fasern als ungekreuzt verlaufende Trochlearisfasern anzusprechen. Die experimentelle Forschung hat ergeben, dass nach Durchschneidung des Musculus obliquus superior auch im gleichseitigen Trochleariskern eine Anzahl von Ganglienzellen eine vorübergehende Alteration aufweisen.

Vom Oculomotoriuskern ist dem oben Gesagten noch hinzuzufügen, dass die Maus sich den geschilderten Verhältnissen durchaus anfügt. Bei den Vögeln, der Eidechse und dem Fisch (*Tinca vulgaris*) fällt vor allem auf, dass ein grosser Teil des Kernes ventral von dem Längsbündel liegt.

Während bei der Maus, der Eidechse und auch etwas bei der Taube und dem Sperling die austretenden Wurzelbündel bis zur Basis

mehr oder weniger getrennt verlaufen, wie dies früher beim Menschen, Affen, Kaninchen und der Katze gesehen wurde, liegen diese beim Fisch beisammen und beim Kanarienvogel finden sich eine Strecke weit die Wurzelbündel beider Seiten zu einem Stamme vereinigt.

Über den kleinzelligen Kern (Edinger-Westphal) ist auszusagen, dass er ausser bei den früher untersuchten Tieren auch bei der Taube vorkommt. Auch bei der Maus scheint er vorhanden zu sein.

Bei der Taube finden sich ausser den Zellen vom Typus der Edinger-Westphalschen Kerngruppen hauptsächlich dorso-lateral vom Kern auch etwas grössere, hellere, im grossen und ganzen mehr rundliche Zellen.

Bei der Eidechse und dem Fisch finden sich die kleinzelligen Gruppen höchstens andeutungsweise.

Auch nach diesen neueren Untersuchungen hält Bach die Beziehung dieses Kernes zu dem Sphinkter für unwahrscheinlich. Bestehen überhaupt Beziehungen dieser Zellgruppen zu den inneren Augenmuskeln so ist nach ihm eher anzunehmen, dass von der einen oder anderen Zellgruppe der Sphinkter und der Ciliarmuskel versorgt wird. In dem hinteren Längsbündel sieht Bach eine Zuleitung sensibler Einflüsse vom Rückenmark her zu den Augenmuskelnerven.

Beim Maulwurf, dem die Augenmuskelkerne ganz fehlen, ist das hintere Längsbündel ausserordentlich schwach entwickelt.

Leider sind zwischen den beiden Forschern Bernheimer und Bach immer noch Differenzen, z. T. nicht unbedeutender Art, die sich hoffentlich durch weitere Forschung noch beseitigen lassen werden.

Die Untersuchung, die Silex (100) angestellt hat, um die centrale Innervation der Augenmuskeln zu klären, bestätigt, dass von dem Hitzigschen Centrum, das hinter dem Centrum für die Kopffregion und für das Vorderbein gelegen ist, durch elektrische Reizung Augenbewegungen ausgelöst werden können. Und zwar liegt dort das Centrum für die willkürlichen Augenbewegungen. Beim Menschen würde das Centrum in einem Teile des Gyrus supramarginalis zu suchen sein. Wahrscheinlich ist in dem Centrum aber nur der Abducens und Trochlearis zu finden, dem Oculomotorius entspricht möglicherweise ein anderer Punkt. Natürlich sind die Centren in den Hemisphären durch Associationsfasern verbunden. Die Untersuchungen sind noch nicht abgeschlossen, es soll also später darüber weiteres berichtet werden.

v. Bechterew (11) hat von pupillenverengernden Centren der Hirnrinde bei Affen eines unmittelbar vor dem unteren bzw. äusseren Abschnitt der Fissura parieto-occipitalis externa gefunden. Reizung

dieses Centrums giebt eine auffallende Verengerung beider Pupillen mit gleichzeitiger Abweichung der Augäpfel nach unten und innen, wobei das entsprechende Auge eine stärkere Ablenkung nach innen erleidet als das entgegengesetzte. Ein zweites befindet sich im Parietalgebiete des Gehirns, unmittelbar vor dem oberen bez. inneren Ende der Fissura Sylvii, also im Bereiche des Gyrus angularis, dabei werden bei Reizung zugleich nach oben und etwas nach der entgegengesetzten Seite abgelenkt. Bemerkenswert scheint der Umstand, dass jedem dieser Centren ein pupillenerweiterndes Centrum benachbart liegt, wobei Reizung eines von ihnen, das in der Nähe des Aussenendes der Fissura parieto-occipitalis liegt, von Abweichung der Bulbi nach der entgegengesetzten Richtung begleitet wird, während Reizung des zweiten Centrums ausser Pupillenerweiterung Divergenz der Augenachsen zur Folge hat, wie beim Sehen in die Ferne. In der Nachbarschaft des Centrums, am Rande des Occipitallappens, liegt das Centrum für die Accommodation.

Auch Bach hat sich mit dem Verlauf der Pupillarfasern und dem Reflexcentrum der Pupille beschäftigt, indem er Exenterationen und Enukleationen des Bulbus, sowie Exenterationen der Orbita bei der Katze und dem Kaninchen ausführte und dann die Gehirne nach der modifizierten Marchischen oder Weigertschen Methode behandelte. Es gelang ihm dabei, Beziehungen der Tractus optici zu den oberflächlichen Schichten der vorderen Vierhügelgegend festzustellen, auch beobachtete er beim Kaninchen eine Degeneration im entgegengesetzten Tractus peduncularis transversus; allein direkte Verbindung der Tractus optici mit den Augenmuskelnkernen konnte er nicht nachweisen und hat auch kein zum Oculomotorius hinziehendes Bündel des Tractus peduncularis transversus gesehen.

Eine andere Versuchsreihe galt der Feststellung der Anfangsglieder des Pupillarreflexbogens in der Netzhaut. Nach der Ansicht von Schirmer, zu der ich in einem früheren Berichte schon Stellung genommen habe, sollten dazu die pararetikulären Zellen der Netzhaut dienen. In diesen hat Bach aber keine Degeneration nach Opticus-Durchschneidung gesehen, weder bei der Katze noch beim Kaninchen.

Meiner Meinung nach beweist diese Beobachtung durchaus nichts gegen die Schirmersche Ansicht; denn es ist nicht erwiesen, dass bei einer Durchschneidung der centripetalen Bahnen die Perceptionselemente, die peripherisch gelegen sind, schon nach kürzerer Zeit degenerieren müssen; die Hauptschwierigkeit liegt bei der Schirmerschen Theorie allein in der Annahme, dass diese pararetikulären Zellen die Aufnahmeorte des Lichtreizes sein sollen. Greeff, der sich in der Diskussion zu

dem Bachschen Vortrage bezüglich dieser Frage geäußert hat, scheint keine derartige Schwierigkeit zu sehen, sondern stimmt der Schirmer'schen Theorie zu.

Die Ergebnisse der Untersuchungen Bachs über das Reflexcentrum, die er an Affen, Katzen und Kaninchen angestellt hat, sind folgende. In verschiedener Höhe des Halses wurden Dekapitationen ausgeführt und gefunden, dass selbst nach sehr hoch oben ausgeführter Dekapitation die direkte und indirekte Pupillarreaktion bei Lichteinfall vorhanden war; gleichzeitig mit der Pupillarreaktion erfolgte ein geringer Lidschluss. Als nun nach der Dekapitation das Gehirn und Halsmark herausgenommen wurde, um zu sehen, in welcher Höhe das Rückenmark durchtrennt war, ergab sich, dass immer noch ein Stück des Halsmarkes zurückgeblieben war. Erst nach Zerstörung des Halsmarkes fast bis an die Medulla oblongata heran, war die Reflexerregbarkeit der Pupille sofort erloschen. Es darf daraus wohl mit absoluter Sicherheit geschlossen werden, dass das Reflexcentrum der Pupille im obersten Teil des Halsmarkes liegt. Danach hat nun Bach ein neues Schema der Pupilleninnervation unter weitgehender Berücksichtigung des Monakowschen Schemas entworfen, das in Fig. 4 angefügt ist.

Die centripetale Reflexbahn für die Pupillenverengung ist in dem Schema mit — — — —, die centrifugale mit — . . — angegeben; die Bahn für die Pupillenerweiterung (Sympathicusbahn) ist mit — x — dargestellt. Der Vollständigkeit halber ist auch noch in primitiver Weise die vertikale Verbindung für die Accommodation und Pupillenverengung aufgenommen und ebenfalls mit — . . — dargestellt. Die Erklärungen der einzelnen Bezeichnungen sieht man am Fusse des Schemas.

Die mit den Zahlen 1—9 bezeichneten Stellen sollen Läsionen des Reflexbogens an den verschiedensten Stellen markieren, auf die aber hier nicht eingegangen werden kann.

Bernheimer meint in einer Entgegnung, dass das Bachsche Reflexcentrum in dem Halsmark, wenn überhaupt, höchstens von sekundärer Bedeutung sei.

Seit dem letzten Bericht, der über das Ciliarganglion gemacht wurde, liegen wieder einige grösstenteils experimentelle Arbeiten über dieses viel umstrittene Gebiet vor.

Langendorff (62—64) berichtet zunächst über die Beziehungen, die er zwischen dem oberen sympathischen Halsganglion und dem Auge beobachtet hat. Die Thatsachen, die er zusammenfassend berichtet, sind:

Schema der Pupilleninnervation.

L. Bulbus.

R. Bulbus.

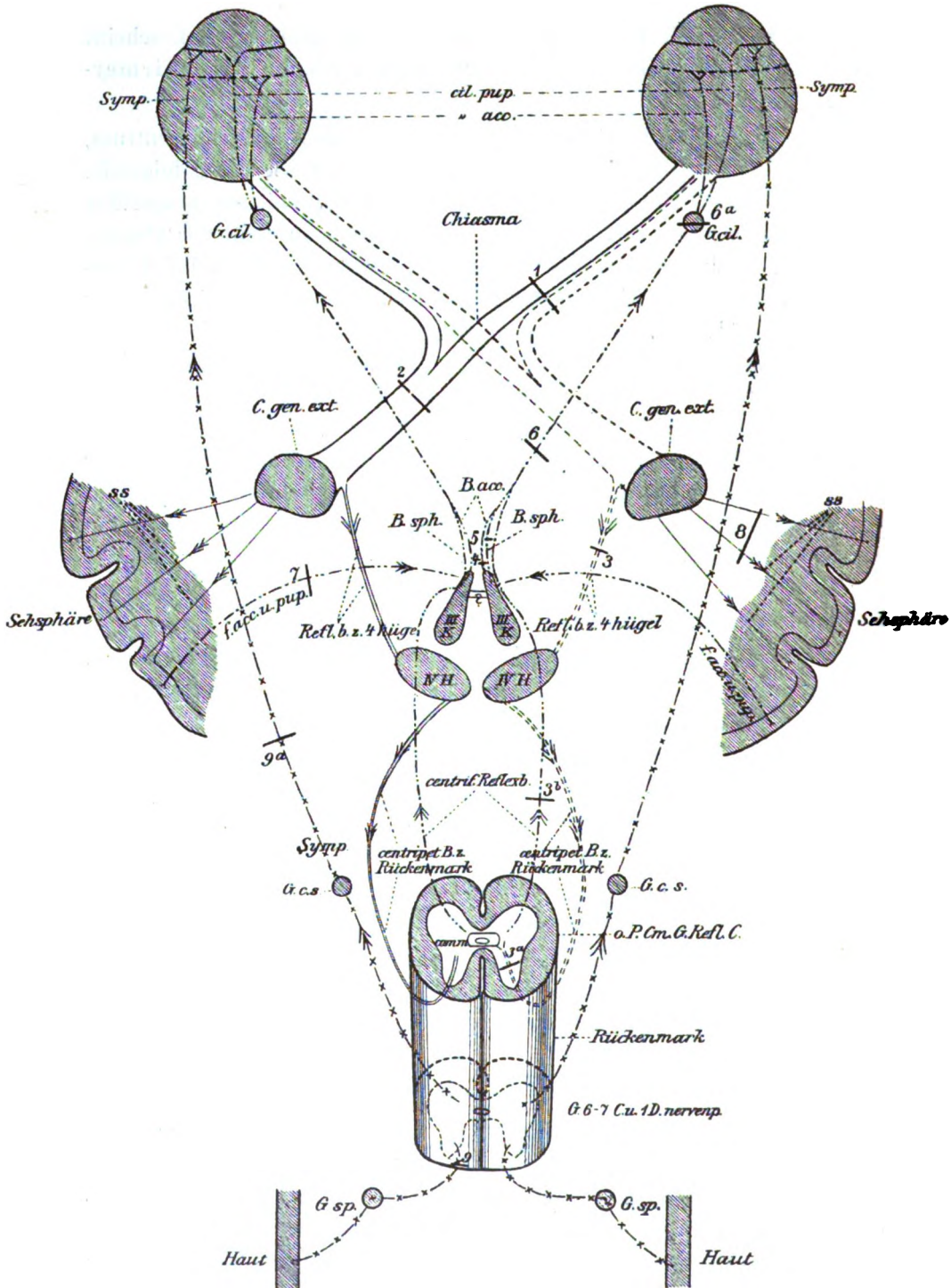


Fig. 4. Tafel X aus Bericht der XXVII. Versammlung d. Ophthalmolog. Ges. Bergmann, Wiesbaden 1899. (Nach Bach.)

Erklärung der Tafel siehe pag. 873.

Erklärung zur nebenstehenden Tafel:

— = centripetale Bahn. — . . — = centrifugale Bahn. —X— = Sympathicusbahn.
 Symp. = sympathische Fasern zum Dilator pupillae. Cil. pup. u. cil. acc. = nervi ciliares zum Sphincter pupillae u. M. ciliaris. G. cil. = Ganglion ciliare. C. gen. ext. = Corpus geniculatum externum. B. acc. = Wurzelbündel des N. oculomotorius, welches die Fasern für den Accommodationsmuskel enthält. B. sph. = Wurzelbündel des N. ocul. für den Sphincter pupillae. ss. = Sehstrahlung. f. acc. u. pup. = Faserzug von der Hirnrinde zu den Zellen des Accommodationsmuskels u. Sphincter pupillae im Oculomotoriuskern. III. K. = Oculomotoriuskern. IV. H. = Vierhügel. Refl. b. z. 4 hügel = Reflexfaserbündel vom Tractus opticus zum Vierhügel; centripet. B. z. Rückenmark = centripetale Reflexbahn vom Vierhügel zum Halsmark centrif. Refl. b. = centrifugale Reflexbahn vom Halsmark zum Oculomotoriuskern o. P. Cm. G. Refl. C. = obere Partie des Cervikalmarkes. Gegend des Reflexcentrums. G. c. s. = Ganglion cervicale supremum. G. 6—8 C. u. 1 D. nervenp. = Gegend des 6—7 Cervikal- u. 1. Dorsalnervenpaares. G. sp. = Ganglion spinale. comm. = Commissura anterior et posterior.

1. Die durch Excision des Halssympathicus erzeugte Miosis sowie die dadurch bewirkte Verkleinerung der Lidspalte, und die Zurückziehung des Bulbus in die Augenhöhle kann jahrelang andauern.

2. Nach Fortnahme des oberen Halsganglions sind zunächst die Erscheinungen der Sympathicuslähmung, insbesondere auch der Pupillenverengerung, deutlich ausgesprochen.

3. Sie werden aber allmählich geringer und können gänzlich schwinden, ja sogar ins Gegenteil umschlagen. In allen Fällen zeigt sich eine solche Umkehr, wenn man mehrere Tage oder Wochen oder Monate nach der Operation das Tier narkotisiert, oder — wenn auch weniger deutlich und anhaltend — sensible oder Affektreize auf das Tier einwirken lässt; vielleicht hat auch Dyspnoe dieselbe Wirkung.

4. Wird auf einer Seite der Halssympathicus, auf der anderen das obere Halsganglion entfernt, so ist in der Mehrzahl der Fälle zunächst mit und ohne Narkose Pupille und Lidspalte auf der Ganglionseite enger, der Bulbus tiefer in die Orbita zurückgesunken, die Nickhaut stärker vorgefallen, die Kopfgefäße weiter als auf der Nervenseite.

5. Schon nach einigen Stunden können beide Seiten einander gleich sein; nach einigen Tagen, und von da an dauernd, überwiegt die Weite der Pupille und der Lidspalte auf der Ganglionseite, ist auf dieser der Nickhautvorfall geringer (oder fehlt gänzlich), können auch die Kopfgefäße enger sein als auf der Nervenseite. Sehr viel grösser wird der Unterschied in diesem Sinne in der Narkose oder bei Anwendung psychischer oder sensibler Reize.

Demnach hat das Ganglion auf die Sphinkteren-Muskulatur einen tonischen Einfluss. Die Narkose bringt dann den Sphinktertonus zur Ruhe und es kommt eine Kontraktion des Dilators zustande, wie dies bei entnervten glatten Muskeln auch anderweitig beobachtet ist. Mit dem Eintritt des Todes eines Tieres ist offenbar die glatte Muskulatur noch lange nicht tot. Sie überlebt sicher länger als die quergestreifte. Auf

der Nervenseite wird der Tod zu einem gewissen Gleichgewichtszustand der Pupille führen, der etwa dem der tiefsten Betäubung entspricht, auf der anderen aber wird die Eigenkontraktion der Radiärfasern andauern, die entsprechende Pupille also weiter sein müssen.

Levinsohn (68) hält die Reizung des Dilatators durch den irritativen Prozess der absterbenden Sympathicusfasern nicht für eine befriedigende Erklärung, auf der aber Langendorff in einer Entgegnung nach den vorliegenden Erfahrungen an anderen Körperstellen beharren zu müssen glaubt. Levinsohn meint, dass eine Schwächung des Sphinktertonus diese Pupillenerweiterung („paradoxe P.“) bewirke. Denn elektrische Reizung des Oculomotoriusstammes in dem Schädel ergab absolut keine Verengerung der Pupille. Nur wenn ganz kurz nach Eintritt des Todes gereizt wurde, konnte vom Oculomotoriusstamm aus eine deutliche Verengerung erzielt werden; nach sehr kurzer Zeit blieb der Erfolg aus. Reizte man hingegen statt des Oculomotoriusstammes die Nervi ciliares breves in der Orbita, dann trat noch längere Zeit nach dem Tode Pupillenverengerung ein.

Bezüglich des Ganglion ciliare selbst ist Langendorff zu der Anschauung gelangt, dass die Oculomotoriusfasern das Ganglion nicht einfach durchsetzen, sondern durch die Mitbeteiligung der Zellen des Ganglion erst auf den Sphinkter einwirken.

Bernheimer (14), der auch diese Frage mit der Degenerationsmethode (Färben der Ganglienzellen nach Nissl) untersucht hat, kommt beim Affen zu folgenden Thatsachen:

Im Ganglion ciliare des Affen wurzeln Nervenfasern, die nicht allein die Iris und den Ciliarkörper, sondern sicherlich auch die Hornhaut versorgen.

„Wenn wir, wie ich glaube, annehmen können, dass beim Menschen dieselbe anatomische Thatsache vorliegt, dann ist die Hypothese, dass eine primäre Erkrankung des Ganglion ciliare eine isolierte Pupillenstarre hervorrufen könne, entschieden von der Hand zu weisen. Es müssten notwendig bei einer Erkrankung der Zellen des Ganglion ciliare gleichzeitig mit den Störungen der Pupillarreaktion auch irgend welche Veränderungen an der Hornhaut auftreten. Eine Erscheinung, welche jetzt, so viel ich weiss, noch niemals im Zusammenhang mit reflektorischer Pupillenstarre beobachtet wurde.“

Bernheimer hält das Ganglion demnach für ein sensorisches, oder für ein gemischtes. Gegenüber den gewichtigen Gründen, die von den verschiedensten Seiten geltend gemacht worden sind, dass wir in dem Ganglion ein sympathisches zu sehen haben, giebt er zu, dass ein

Versuch allein nicht genügt, die Frage zu Gunsten der sensiblen Natur des Ganglions zu beeinflussen.

Auf Veranlassung von Hess hat dann Fritz (30) die Untersuchung von neuem aufgenommen. Er fand dabei zunächst die bekannte Thatsache bestätigt, dass verhältnismässig häufig statt des Ganglion ein Nervenplexus vorhanden war.

Fritz hat bei Katzen und Hunden, denen Sympathicusresektionen, Exstirpationen des Ganglion cervicale supremum, Irisausreissungen, Exenteratio bulbi, Corneazerstörungen etc. gemacht waren, nach Untersuchung des Ganglion ciliare folgende Ergebnisse gewonnen:

1. Beziehungen des Ganglion ciliare zum Sympathicus sind sicher erwiesen.

2. Die Angaben Bernheimers über den Anteil sensibler Hornhautfasern neben dem der motorischen Fasern wurden bestätigt.

3. Die Frage, ob das Ganglion vorwiegend sensorische oder ob es mehr sympathische Elemente enthält, wird dahin beantwortet, dass es ein gemischtes Ganglion ist, das neben sympathischen Elementen vorwiegend sensorische und dabei reichlich sensible Elemente birgt.

Zu dieser Frage gehört nun auch noch die Arbeit von

Hertel (48), der im Anschluss an seine Durchschneidungsversuche des Nervus opticus sich jetzt Klarheit zu verschaffen versucht hat über die Wirkung der Sympathicusläsionen auf das Wachstum des Auges. Als Material benutzte er Kaninchen. Er fand bei den längere oder kürzere Zeit nach der einseitigen Operation getöteten Tieren vorübergehende Erweiterung der Gefässe am Auge, bleibende Verengerung der Pupille, ferner Verschmälerung der Lidspalte und Zurücksinken des Auges in die Orbita und dadurch eine scheinbare Verkleinerung des Auges auf der operierten Seite. Das Zurücksinken des Auges erfolgt durch den Schwund des orbitalen Fettgewebes.

Die Druckverhältnisse im Auge werden auf der operierten Seite ebenfalls nicht dauernd beeinflusst.

An den nach der Operation exstirpierten Ciliarganglien von elf Tieren ergab sich kein Unterschied zwischen der operierten und nicht-operierten Seite. Daraus schliesst Hertel, dass der Sympathicus mit diesem Ganglion beim Kaninchen nichts zu thun hat. Die Nebenganglien, die hier vorkommen, hat Hertel nicht auf Degenerationserscheinungen hin untersucht.

Aus den referierten Arbeiten über das Ganglion ciliare ergibt sich, dass immer noch keine vollständige Klarheit darüber herrscht, ob es, wie die meisten Untersucher angaben, rein sympathischer Natur ist,

oder nicht. Es ist nicht unmöglich, dass doch bei den verschiedenen Tieren erhebliche Verschiedenheiten herrschen, und dass daher die mannigfach wechselnden Anschauungen zu erklären sind, dass Befunde von einem Tier auf die Allgemeinheit übertragen werden.

Über die anderen Nerven des Auges ist nichts Besonderes zu melden, es sei nur noch einer wichtigen Beobachtung gedacht, die auch für die praktische Augenheilkunde von Bedeutung ist.

Auf Veranlassung von Axenfeld hat Bietti (20) die Regeneration von Ciliarnerven nach der Neurectomia optico-ciliaris beim Menschen untersucht und ist dabei zu folgenden sehr interessanten Ergebnissen gelangt.

1. Nach der Neurectomia kann von dem centralen Stumpf eine ausgedehnte und reichliche Neubildung von Nervenstämmchen geschehen, die trotz fehlender Koaptation die Sklera in den alten und teilweise neuen Bahnen durchsetzen und einen sehr ausgiebigen, z. T. übergrossen Nervenreichtum im Augeninnern hervorrufen kann, besonders auch im Corpus ciliare. Es geht daraus hervor, dass im Gegensatz zu den Tierexperimenten auch ohne Koaptation beim Menschen die resezierten Ciliarnerven den Weg in ihr Endorgan finden können.

2. Ausserdem kann sich ein retrobulbäres Narbenneurom bilden, dessen zahllose unregelmässig und meist getrennt verlaufende Fasern nicht in die Sklera eintreten. Diese Erscheinung ist dem bekannten Narbenneurom an Amputationsstümpfen, sowie den Beobachtungen über experimentelle Nervenregeneration analog. Nicht alle Nerven finden also den Weg in den Bulbus.

3. Eine vikariierende Innervation von seiten vorderer Ciliarnerven ins Augeninnere konnte nicht nachgewiesen werden, obwohl an mehreren Stellen solche Nerven in normaler Stärke vorhanden waren. Prinzipiell hält Bietti eine vikariierende Innervation nicht für unmöglich. Für die Cornea kann sie zweifellos teilweise stattfinden.

Augenlider.

Die hier in Betracht kommenden neueren Arbeiten beschäftigen sich vor allem mit dem Lymphgefässsystem, der Entwicklung und mit den Bewegungen der Augenlider. Die Drüsen sollen im Zusammenhang mit den Thränendrüsen etc. behandelt werden.

Nach der neuen von Gerota angegebenen Methode der Injektion der Lymphgefässe hat Grunert (43) die Lymphbahnen der Augen-

lider von neuem untersucht. Er ging zunächst von der Lidhaut aus, indem er an einzelnen Stellen des oberen und unteren Lides, hauptsächlich in der Nähe des Lidrandes die kutanen Lymphspalten injizierte. Die innere Hälfte der Lidhaut hat ihren Abfluss in Lymphstämmchen, die nasalwärts von dem in der Mitte der Wange gelegenen Fettpfropf verlaufen, während dagegen die äusseren Hälften ausschliesslich temporal- und abwärts zur Parotisgegend ihre Lymphe ableiten. Die Lymphdrüsen, die die medialen Stämmchen aufnehmen, sind zwei Submaxillarknoten; die für die temporalen Lymphstämme der Lider bestimmten Knoten gehören zu den sogenannten Parotislymphknoten, meistens drei an der Zahl.

Was den Ursprung der Lymphgefässe anlangt, so gehen sie aus einem dreifachen Lymphkapillarnetz hervor. Zunächst aus dem allgemeinen oberflächlichen in der Haut und im subkutanen Fett gelegenen System feiner Lymphspalten und -kapillaren, die wie überall, so auch in der Lidhaut reichlich ausgebildet sind, und ferner aus den beiden tiefen, schon von Fuchs dargestellten Lymphgefässnetzen, den prä tarsalen und den konjunktivalen. Alle drei stehen miteinander durch zahlreiche Verbindungskanälchen in Beziehung.

Das oberflächliche Netz entsendet auf der medianen Seite zwei ziemlich dicke Stämmchen. Sie gehen aus dem subkutanen, dem Musculus orbicularis oculi auflagernden Fettgewebe hervor und ziehen im Wangenfett nach unten, wobei sie in der Höhe des Mundwinkels eine Anastomose haben. Nach dem Rande des Unterkiefers zu senken sie sich in die tieferen, dem Periost aufliegenden Fettgewebeschichten und geben zu einem Submaxillarylphknoten, der einige Millimeter von der Vena facialis anterior unterhalb des Unterkieferrandes liegt.

Auf der temporalen Seite entspringen dem Fettgewebe der Lidhaut ebenfalls zwei Stämmchen, die sich oberflächlich halten, bis sie über dem oberen Drittel der Parotis sich auf die Fascia parotidea herabsenken, wo sie zu einem der oberen Parotislymphknoten gehen.

Die beiden Paare der oberflächlichen Lymphstämme biegen vor der Mitte der Wange nach beiden Seiten aus und ziehen um den hier liegenden Fettpfropf der Wange herum.

Präpariert man diesen Pfropf heraus, so erhält man eine tiefe Lücke, die von dem Musculus buccinator nach hinten abgeschlossen wird. An der medialen Seite dieser Lücke verlaufen ein bis zwei tiefe gelegene Stämmchen. Ihren Ursprung haben sie am medialen Augwinkel, wo sie unter dem Musculus orbicularis aus dem prä tarsalen Lymphgefässnetz hervorkommen. Sie ziehen mit der Vena facialis an-

terior zusammen unter dem Musculus zygomaticus hindurch und verlaufen auf der Vena über den Unterkieferrand. In dem Winkel zwischen Vena facialis anterior und posterior erreichen sie den zweiten der Submaxillarlymphknoten.

Die tiefen temporalen Lymphstämme der Lider, etwa drei bis vier, kommen unter dem temporalen Orbicularisrande hervor. Ein bis zwei ziehen zu dem schon von den oberflächlichen Stämmen injizierten Knoten. Zwei andere gehen zu einem mehr nach dem Ohre zu gelegenen Knoten. Der eine der beiden letzteren geht auf dem kürzesten geraden Wege dahin, der andere beschreibt nach aussen über die Temporalfascie einen grossen Bogen und geht nach abwärts dicht an der Ohrmuschel vorbei, wo er noch einen Ast zu einer der unteren Parotislymphdrüsen abgibt.

Diese drei von der Lidhaut zu injizierenden Parotislymphknoten stehen mit anderen Parotisknoten durch abführende Gefässe in Zusammenhang; auch diese nur indirekt mit den Lidern in Beziehung stehenden Knoten kann man mit Gerotas Methode von der Lidhaut aus injizieren.

Individuelle Verschiedenheiten in der Topographie dieser Lymphbahnen sind unerheblich, wenn man Leichen von Neugeborenen präpariert. Bei Kindern in den ersten Jahren kommen allerlei Zustände (Krankheiten etc.) in Betracht, die das ursprünglich konstante Bild der Lymphbahnen individuell stark verändern.

Die Entwicklung der Augenlider ist von Doenecke (26) von neuem auf Veranlassung von Leuckart untersucht worden. Er benutzte hauptsächlich Sperlingsembryonen und Haifischembryonen.

Beim Sperling existiert, wie bei allen Vögeln die Nickhaut, die als Duplikation der Conjunctiva angesehen werden muss, also nichts mit den anderen beiden Lidern gemein hat. Sie liegt im inneren Augenwinkel und erstreckt sich unten stets etwas weiter als oben über den Bulbus, ist von dünner durchsichtiger Beschaffenheit, sehr ausdehnungsfähig und kann mit Leichtigkeit über den ganzen Bulbus herübergezogen werden, wodurch jedoch die Sehfähigkeit des Vogels, wenn überhaupt, nur in geringem Grade beeinträchtigt wird. Der zuweilen stark pigmentierte freie Rand hat gewöhnlich eine ziemlich feste und scharfe Beschaffenheit und dient, indem er auf der vorderen Bulbusfläche fest anliegend sich hinschiebt, zur gleichmässigen Verteilung der Konjunktivalfüssigkeit und zur Reinigung der Augenfläche. Die Muskeln der Lider und der Nickhaut werden so beschrieben, wie sie schon von früheren Untersuchungen her bekannt sind.

Die Hardersche Drüse, die nach den Angaben von Leuckart an der Oberfläche des Bulbus, aber weniger hoch als die Thränendrüse dem inneren Augenwinkel angenähert liegt, und mit ihrem Ausführungsgang unter der Nickhaut liegen soll, konnte Doeneke von ihrer Ausmündungsstelle sich im Augengrunde den Bulbus medianwärts umfassend erstrecken sehen.

In der Conjunctiva konnten die Leydig'schen Zellen (Pfitzner) nicht aufgefunden werden.

Die Entwicklung der Augenlider beginnt frühzeitig mit dem Auftreten einer unterhalb des Bulbus gelegenen, ziemlich tiefen, halbmondförmigen Furche. Der dem Augapfel zugekehrte Rand lässt eine Wulstbildung deutlich erkennen. Oberhalb des Bulbus ist zu dieser Zeit noch absolut keine Spur einer derartigen Bildung zu erkennen. Diese anfangs nur unterhalb des Bulbus gelegene Furche umfasst dann den Augapfel auch von vorn, indem sie an dem vorderen Rande sich entlang zieht, und geht bei fortschreitender Entwicklung ebenso oberhalb des Augapfels entlang.

Die Stelle der Anlage dieser Augenhügel (Born) befindet sich entfernt von der Hornhaut ungefähr in der Gegend des Äquator bulbi.

Der Rand der kreisförmigen Erhebung schiebt sich nun allmählich auf die vordere Augenfläche konzentrisch hin, und nimmt die Gestalt einer kleinen ringförmigen Falte an. Indem sich diese nun noch weiter, aber mehr von oben und unten als von beiden Seiten über die Bulbusfläche ausbreitet, sodass der früher rundliche unbedeckte Teil des Bulbus eine elliptische Form annimmt, entstehen aus ihr die eigentlichen Lidfalten, oberes und unteres Augenlid genannt. Diese halbgebildeten Lider machen den Eindruck geöffneter, ausgebildeter Lider.

Weiterhin wachsen die Falten nun aufeinander zu; eine Verwachsung der freien Ränder, wie sie bei Säugetieren die Regel ist, tritt beim Vogel niemals ein.

Die Nickhaut entsteht ungefähr zu derselben Zeit wie die anderen Lidanlagen an der vorderen Umrandung des Augapfels innerhalb der Furche als dünne halbmondförmige Falte aus der die vordere Augenfläche überziehenden Schleimhaut und wächst allmählich, zuerst von der ringförmigen Falte und dann von den Lidern bedeckt zu der erforderlichen Grösse heran.

Über die Entwicklung der Harderschen Drüse siehe unten.

Betreffs der Entwicklung der Lider des Haifisches sagt Doeneke, dass bei ihm (*Mustelus*) zwei Falten ein rudimentäres oberes und unteres Lid repräsentieren. Auch eine Nickhaut beobachtete er. Diese zeigt

sich hier nicht als eine im inneren Augenwinkel liegende und durch Faltenbildung aus der Conjunctiva hervorgegangene Schleimhautfalte, die nach Umständen über die vordere Augenfläche gezogen werden kann, sondern ist als ein abgespalteter Teil des unteren Lides zu betrachten, der mit ihm aber in Verbindung geblieben ist. Hierfür sprechen verschiedene Umstände. Zunächst sieht man, dass sowohl nach dem vorderen als auch hinteren Augenwinkel zu, beide Falten durch allmähliches Ausgleichen der Einsenkung zu einer Falte sich vereinigen. Ausserdem gleicht die als Nickhaut angesprochene Falte, auch in ihrem histologischen Bau ganz und gar dem unteren Lide. Sie ist von ganz denselben Hautgebilden, wie man sie auf dem Lide und der Körperoberfläche wahrnehmen kann, bedeckt (Hautzähne.) An ihrer hinteren Seite hat sie jedoch das gleiche Epithel wie die Conjunctiva. Zu ähnlichen Anschauungen ist auch Ridwood (89) und Harman (46) gekommen. Wie dieser Befund für die Phylogenie der Membrana nictitans zu verwenden wäre, davon sagt der Autor nichts.

Über die Lösung der bei der Entwicklung der Augen verwachsenen Augenlider macht Nussbaum (80) folgende Angaben. Bei der zwei Tage alten Maus geht das Stratum corneum der Epidermis glatt über den Lidspalt hinweg. „An osmierten Präparaten liegen die mit den geschwärzten Ranvierschen Körperchen gefüllten Zellen an der Grenze vom Stratum mucosum und corneum horizontal über dem Lidspalt; bei zehn Tage alten Mäusen ist dieser Prozess schon trichterförmig in den Lidspalt vorgedrungen, während vorher im Lidspalt keine einzige Zelle des Stratum mucosum eine derartige Umbildung zeigt. Die Lösung der Lider beruht somit nicht auf dem Untergange von Lidspaltenepithel. In der geschlossenen Lidspalte hatte anfangs die Vermehrung der Epithelzellen, die auf der Haut zur Schichtenbildung und zur Erzeugung des Stratum corneum führte, aufgehört. In der Lidspalte findet man vor der Lösung im ganzen nur vier Zelllagen, je eine Lage von vermehrungsfähigen Zellen der Keimschicht und je eine Lage des Stratum mucosum auf jeder Seite. Auf der Haut der Lider ist die Epidermis schon mächtig verdickt, bevor die Lidspalte sich öffnet. Erst wenn die Lösung der Lider erfolgen soll, dringt der Prozess der Körnchenablagerung, der auf der Haut die Bildung des Stratum corneum einleitet, auch in die Lidspalte ein.“

Die Entwicklung der Cilien und der Meibomschen Drüsen schildert Nussbaum ebenfalls an der weissen Maus so, dass kurz vor der Geburt, wenn schon ein Teil der Haare ansehnliche Sprossen der Epidermis darstellt, die ersten Anlagen der Meibomschen Drüsen und

der Cilien am späteren freien Lidrande entstehen: die Cilien aussen, die Meibomschen Drüsen nach innen zu als Epithelwucherungen in das angrenzende Bindegewebe. In der weiteren Entwicklung gehen die Cilien dann den Drüsen vorauf. Bei zweitägigen Jungen stellen die Meibomschen Drüsen erst kurze, solide Stummel dar, während die Cilien, zwar immer noch nicht so weit entwickelt wie manche anderen Haare, mit in das unterliegende Gewebe hinein gewuchert und mit einer Papille versehen sind. Die Cilien entstehen, wie beim Menschen als Wucherungen der Keimschicht der Epidermis, die sich zapfenförmig nach der Tiefe der Cutis zu in schräger Richtung fortsetzen und erst tief unten eine Papille erhalten. Bei zehn Tage alten Mäusen sind die Cilien fertig. Das Haar hat die verhornten Teile der Epidermis durchbrochen.

Bei den Meibomschen Drüsen ist bei zweitägigen Jungen der solide Spross in das Lid hinein vorgedrungen. Bei zehn Tage alten ist die Anlage mit kurzen beerenförmigen Knospen besetzt und nicht allein hohl geworden, sondern sie hat sich auch durch die Epithelien des Stratum mucosum der noch verklebten Lidspalte einen Weg in den Konjunktivalsack hinein gebahnt. Mit der Öffnung der Lider fällt dieser äussere Teil der Mündung nicht mehr auf, weil dann das Epithel flacher der Conjunctiva anliegt.

In anthropologischer Hinsicht ist die Lidspalte systematisch gewiss noch nicht so eingehend beachtet worden, wie sie es verdiente. Einen kleinen Beitrag liefert die folgende Arbeit.

Bei Durchmusterung und entsprechender Gruppierung der Photographien und Bildersammlungen von anthropologischen Typen fand Iwanowsky (51), dass die Lidspaltenform folgenden Zusammenhang mit den geographischen Breiten zeigte: Völker des hohen Nordens (Tschuktschen, Jakuten, Tungusen, Ostjaken, Samojeden, Lappen, Eskimos) weisen eine bis zu ihrem Maximum ansteigende Enge der Lidspalte auf, während die grössten Augen (grösste Lidspaltenweite) den Bewohnern der mittleren Äquatorländer zukommen. In den zwischenliegenden geographischen Breiten stösst man auf erhebliche Schwankungen in der Form der Lidspalten, und wird eine allmähliche stufenweise Zunahme ihrer Grösse vom Norden zum Äquator vielfach vermisst; doch lässt sich dieses aus den Folgen der Völkerwanderungen etc. sowie andererseits aus den oft unter den gleichen Breitengraden herrschenden bedeutenden Differenzen der klimatischen Verhältnisse innerhalb dieser Breiten genügend erklären. Die Frage über die Ursache des Verhaltens der Lidspaltenweite ist leider nicht zu lösen versucht worden. Die Kälte

soll von Einfluss sein; ob da aber nicht sonstige ethnologische Momente und Besonderheiten des Schädelbaues mitspielen, lohnte doch wohl sehr der Untersuchung.

Die Bewegung der Augenlider, die in vielfacher Hinsicht von Wichtigkeit ist, hat Gad (38) bei einer Betrachtung über den Mechanismus der Beförderung der Thränenflüssigkeit sehr genau untersucht. Da sich diese Abhandlung eigentlich nur nebenbei mit der Fortschaffung der Thränenflüssigkeit befasst, sei sie hier besprochen.

Gad bemüht sich zunächst die Unrichtigkeit der Henkeschen Auffassung dieses Vorganges zu erweisen. „Nach dieser Lehre sollte der Lidschluss beim Lidschlage nur durch die vom Lidrande entfernteren Muskelbogen der Pars palpebralis des Musculus orbicularis (M. larimalis anterior Henke) (Pars peritarsalis musculi orbicularis palpebralis Gad) bewirkt, und es sollte hierbei wegen des Ursprunges dieser Muskeln vom Lidband, d. h. von der oberen Wand des Thränensackes, dieser Sack erweitert, sowie Thränenflüssigkeit aus dem Thränensee und Konjunktivalsack in ihn angesaugt werden, während die Lidöffnung (ausser durch den Levator palpebrae superioris) auch durch den Musculus lacrimalis (anterior (Henke), Pars epitarsalis musculi palpebralis (Gad) herbeigeführt werden sollte, der nach Henkes Darstellung am lateralen Ende des Ligamentum palpebrale vorbei in die Tiefe ziehen, hinter dem Thränensack, auf dem Thränenbein an der Crista lacrimalis posterior entspringen, und dort eine feste Stütze für kräftige Kompression des Sackes finden sollte.“ Gad hat Bedenken gegen diese Ansicht geäußert, da bei der doch nur spärlich abgesonderten Thränenflüssigkeit zu viel durch die dauernde Wirkung des Pumpwerkes fortgeschafft werden würde. Vor allem ist unwahrscheinlich die Kompression der Thränenkanälchen durch die Öffnung der Augenlider. Gad hat sich selbst geübt den Musculus lacrimalis isoliert zu kontrahieren und hat dann durch eine sehr zweckmässig angebrachte Spiegelung mit zuhelfenahme von Vergrößerungen den Vorgang bei sich selbst beobachtet. Dabei stellte sich heraus, dass bei der Lidöffnung auf keinen Fall vom M. lacrimalis die Thränenkanälchen komprimiert werden, sondern dass der Muskel dabei erschlafft, dass aber der Musculus lacrimalis bei dem Lidschluss mitwirkt. Daher glaubte Gad, dass bei der Lidöffnung aus dem Thränensack Flüssigkeit in den Konjunktivalsack regurgitieren könne. Nach ihm wird ferner bei dem Lidschluss eine Erweiterung des Thränensackes und bei der Lideröffnung eine Verengerung erzeugt.

Gad geht dann näher auf die einzelnen Phasen des Lidschlages ein, bei denen er folgendes beobachtet hat: Der Lidschlag beginnt mit

einer kurz vorübergehenden Erschlaffung des *M. levator palpebrae superioris*. Das obere Lid wird zunächst durch die peritarsale Muskulatur abwärts bewegt und dann durch hinzukommende Kontraktion epitarsaler Fasern nasalwärts gezogen. An dem unteren Lide bleiben peritarsale Fasern ausser dem Spiel, und es erfolgt von vornherein eine schnelle und starke Verziehung in nasaler Richtung durch die epitarsalen Fasern, die durch keine Hebung des Unterlides, wohl aber durch Herbeiziehung des lateralen Lidwinkels zur Verengung der im ganzen nasalwärts verschobenen Lidspalte beitragen. Die rückgängige Bewegung geschieht langsamer, und zwar am Unterlide ausschliesslich, am Oberlide im ersten Teile durch elastische Kräfte; an der schliesslichen Hebung des Oberlides kann der Levator beteiligt sein. Ebenso wie die peritarsalen Fasern des Unterlides bleiben sämtliche orbitale Fasern des Orbicularis beim Lidschlage in Ruhe.

Bei der Bildung des stenopäischen Spaltes, im Interesse sowohl der Verkleinerung der Zerstreungskreise, als auch der Abblendung übermässigen Lichtes sicher, und bei dem sanften Lidschluss des Ausruhens und des Schlafes wahrscheinlich bleiben die epitarsalen Fasern ausser Spiel. An letzterem Vorgang scheinen nur peritarsale Fasern beider Lider und an ersterem gar keine palpebralen, sondern nur orbitale Fasern beteiligt zu sein. Für letztere Ansicht dürfte erheblich ins Gewicht fallen, dass man je nach der Richtung des einfallenden übermässigen Lichtes die Verengung der Pupillaröffnung willkürlich entweder mit dem oberen oder unteren Lide bewerkstelligt, und dass es meist leicht ist, willkürliche obere Orbitalmuskeln getrennt von den unteren zu innervieren, nicht aber obere Palpebralmuskeln getrennt von unteren, oder umgekehrt.

Beim festen Zukneifen der Augen, werden, wie bekannt, alle zur Verfügung stehenden Muskelfasern in Anspruch genommen, und es bildet sich dabei ein doppelter fester Abschluss des Augapfels. Die Lidspalte wird durch Kontraktion der oberen und unteren epitarsalen Fasern horizontal verkürzt, und die Lidränder werden durch sämtliche palpebralen Fasern gegeneinander gepresst. Über den so fest geschlossenen Lidern bildet sich ein zweiter vollkommener Verschluss, indem zwei durch kräftige Kontraktion der orbitalen Fasern gebildete Deckfalten zu inniger Berührung gebracht werden.

Bei der Blickrichtung nach oben werden beide Lider einfach gehoben, das obere durch seinen Levator und dem Rectus superior, das untere durch seine peritarsalen Palpebralfasern oder auch durch Zug des Bulbus an der unteren Konjunktivalfalte. Eine Verwölbung der

unteren Lidhaut durch den gedrehten Augapfel tritt hierbei sehr deutlich ein.

Bei der Blickrichtung nach unten erschlaft der Levator palpebrae superioris, und das obere Lid wird durch seine sich kontrahierenden peritarsalen Palpebralfasern gesenkt; die gleichzeitige Senkung des unteren Lides wird durch einen an ihm inserierenden Fascienzipfel des Musculus rectus inferior bewirkt.

Auf die Aufhebung des Tonus des Musculus levator palpebrae superioris bei dem Schliessen der Lider hat Sherrington (99) die Aufmerksamkeit gelenkt. Dass bei einer bestimmten Muskelwirkung (auch Gruppen von Muskeln kommen natürlich in Betracht) der Tonus der Antagonisten aufgehoben wird, damit gewissermassen möglichst wenig Kraft bei der Kontraktion verschwendet wird, scheint ein allgemeines Gesetz zu sein.

Bernhardt (12) hat seine Beobachtungen über die Mitbewegungen zwischen Lid- und Nasenmuskulatur beim Menschen mitgeteilt. Er fand häufig beim einfachen Lidschlag synchron mit ihm Heben der Nasenflügel und Erweiterung des Naseneinganges, gewöhnlich symmetrisch auf beiden Seiten, seltener nur auf einer Seite. Mitunter wurde beim Lidschlag auch nur die Haut oberhalb des Nasenflügels bewegt. Die Thatsache erklärt sich nach ihm aus dem Verhalten des sogenannten Musculus malaris, dessen Zacken bis zum Nasenflügel herabreichen können. Diese Angabe steht aber im Widerspruch mit den genauen Untersuchungen von Gad (s. o.), der ausdrücklich betont, dass beim einfachen Lidschlage sämtliche Fasern der orbitalen Muskulatur in Ruhe bleiben sollen.

Drüsen.

Hier sei auch eingehender des dritten Augenlides (Membrana nictitans) gedacht, das so nahe Beziehungen zu den Drüsen hat, dass es nur schwer von ihnen getrennt behandelt werden könnte.

Mit der feineren Anatomie des dritten Augenlides hat sich Fumagalli (34—36) beschäftigt.

Das dritte Augenlid des Kaninchens besteht grösstenteils aus Bindegewebe, einem Knorpel und Drüsen. Man kann an ihm sechs verschiedene Schichten unterscheiden, die von vorn nach hinten folgende sind:

1. eine vordere Epithelschicht
2. eine vordere Bindegewebsschicht

3. eine Drüsenschicht
4. eine Knorpelschicht
5. eine hintere Bindegewebsschicht
6. eine hintere Epithelschicht.

1. Die vordere Epithelschicht beginnt da, wo das dritte Lid mit der medialen Kommissur der beiden Augenlider zusammenhängt. An diesem Punkte hat die Epithelschicht ein epidermisartiges Aussehen und ebensolche Bauart, indem sie von Haaren und Talgdrüsen durchzogen ist. Sobald es frei wird, wird das Epithel cylinderförmig geschichtet, bis später wieder ein geschichtetes Plattenepithel auftritt. Das Protoplasma der Epithelzellen, die die freie Kante bekleiden, ist mit Pigmentkörnchen dicht erfüllt.

2. Die vordere Bindegewebsschicht besteht aus Bündeln von dichten Bindegewebssäserchen und ist sehr reich mit Gefässnetzen ausgestattet.

3. Die Drüsen reichen bis zum Knorpel, dessen Perichondrium sie sehr dicht anliegen; es kommen jedoch auch Drüsen vor, die durch den Knorpel in die andere Seite hineinreichen. Die Drüsen haben genau denselben Bau wie die Thränendrüsen.

4. Der Knorpel reicht von der Basis des Lides bis zum freien Rande, er ist grösstenteils hyalin, an einigen Stellen jedoch ist er elastisch.

5. Die hintere Bindegewebsschicht hat denselben Bau wie die vordere.

6. Die hintere Epithelschicht besteht aus zwei Reihen von Epithelzellen, von denen die eine, tiefere, kubisch, die obere abgeflacht ist. Auch hier sind gegen die Spitze des Lides hin in den Zellen Pigmentkörnchen enthalten.

Das elastische Gewebe ist im dritten Augenlid reichlich vorhanden. Da wo sich das Lid an die Liderkommissur anschliesst, sind die elastischen Fasern am reichlichsten. Nach den Drüsen hin ziehen dann zahlreiche elastische Fasern parallel den Bindegewebssäsern, die Drüsenacini werden teilweise von den elastischen Fasern umgeben. Noch zahlreicher sind sie in der hinteren Bindegewebsschicht, sie nehmen namentlich nach der Spitze hin zu, wo sie sich in allen Richtungen verflechten.

In den Bindegewebssäsern laufen zahlreiche Nervenfasern, von denen feinere Äste ausgehen, die zwischen der bindegewebigen Kapsel der Drüsen und in den Septis zwischen den Lappen und Läppchen eindringen. Die dicken Fasern zeigen viele Varikositäten und Ganglienzellen, bilden dann um die Drüsen und Kammern ein feines periacinöses Nervenetz. Die letzten Endigungen befinden sich zwischen

den Epithelzellen, es kommt also ausserdem auch ein intraacinöses Nervennetz zustande, wie es neuerdings mehrfach auch bei anderen Drüsen beschrieben wurde. Eine vollständige Einigung über diese intraacinösen Fasern scheint mir noch nicht erzielt zu sein, es ist aber hier wohl kaum die Stelle, auf diese speziell histologische Frage einzugehen. Die Abbildungen von Fumagalli beweisen das Vorhandensein dieser intraacinösen Nervenfasern jedenfalls nicht. Zu den Epithelzellen gehen natürlich auch dort endende sensible Fasern.

Das dritte Augenlid der Vögel (Huhn, Taube) besteht hauptsächlich aus elastischen Geweben und ist vorn und hinten von Epithelzellen bekleidet. Vorn ist typisches geschichtetes Plattenepithel vorhanden; auch hier tritt Pigmentierung auf. Zahlreiche tubulöse einfache Drüsen ragen in die Bindegewebschicht hinein, die sich zum Teil aufknäueln und dann grosse Ähnlichkeit mit den Schweissdrüsen haben. Die Ausführungsgänge münden an der vorderen Fläche. Die hintere Epithelschicht wird aus drei- bis vierschichtigem Cylinderepithel gebildet.

Das elastische Gewebe ist teilweise so mächtig, dass man glaubt, elastische Membranen vor sich zu haben; an der Basis des Lides wird eine wahre elastische Sehne gebildet, die sich an einen glatten Muskel anschliesst, der im Bindegewebe liegt und das dritte Augenlid mit dem wahren Augenlide verbindet.

Über die Nerven des dritten Augenlides der Vögel ist nur zu sagen, dass ein dichter subepithelialer Nervenplexus gebildet wird, von dem Fasern in die Epithelzellen eindringen.

Speziellere Angaben über die Drüsen des dritten Augenlides macht Miessner (78), indem er vor allem seine Aufmerksamkeit auf die Entscheidung der Frage richtet, ob die Nickhautdrüse, und die nach ihrem Entdecker so benannte Hardersche Drüse, zwei verschiedene Drüsen sind oder nicht, eine Frage, die übrigens von Lutz schon definitiv beantwortet war. Von Wichtigkeit ist besonders die ziemlich grosse Zahl von Tieren, die Miessner seiner Untersuchung zu Grunde gelegt hatte.

Dass Hardersche und Nickhaut-Drüse zwei ganz verschiedene Drüsen sind, ergibt sich aus den vorliegenden Untersuchungen mit positiver Sicherheit. Unter der Harderschen Drüse haben wir nur die zu verstehen, die von Harder im Jahre 1694 beim Hirsch entdeckt und unter dem Namen *Glandula lacrimalis* beschrieben wurde. Die Nickhautdrüse ist dagegen vollkommen getrennt von jener und umgibt den Blinzknorpel.

Beide Drüsen unterscheiden sich nicht allein durch ihre Lage und Gestalt voneinander, sondern auch durch ihre histologische Beschaffenheit. Die Hardersche Drüse ist durch reichliches Bindegewebe ausgezeichnet, das die einzelnen Alveolen voneinander trennt. „Die Alveolen¹⁾ sind nach dem tubulo-acinösen Typus gebaut.“ In den Drüsenzellen, die gewöhnlich nur in einer Art vorkommen, finden sich zahlreiche Fetttröpfchen. Der runde Kern hat seine Lage im Centrum der Zelle; die Zellgrenzen sind undeutlich.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei der Nickhautdrüse, bei der die acinöse Form der Endstücke vorherrscht. Die einzelnen Acini sind infolge der mangelhaften Entwicklung des Zwischengewebes durch sehr feine Septen voneinander abgegrenzt. In den Drüsenzellen sind entweder sehr wenig oder gar keine Fetttröpfchen. Die Kerne liegen meist basal und die Zellgrenzen sind sehr deutlich. Ferner weisen die Drüsenalveolen entweder verschiedene Arten von Zellen oder ungleiche Tätigkeitsstadien auf.

In Bezug auf die Grössenverhältnisse beider Drüsen lässt sich eine gewisse Regelmässigkeit und Abhängigkeit voneinander erkennen. Mit abnehmender Grösse der Nickhautdrüse vergrössert sich die Hardersche Drüse, sodass beim Fehlen der Nickhautdrüse eine sehr grosse Hardersche Drüse und vice versa vorhanden ist. So finden wir beim Schaf, Rind, Pferd, Ziege, Reh, Hund, Katze, Iltis, die keine Hardersche Drüse haben, eine sehr grosse Nickhautdrüse.

Beim Hirsch, Damhirsch, Schwein, Kaninchen, Hase, Igel und Maus, die im Besitz beider Arten von Drüsen sind, nimmt im Verhältnis die Nickhautdrüse immer mehr ab, je grösser die Hardersche Drüse wird.

Beim Meerschweinchen und der Ratte fehlt die Nickhautdrüse ganz und die Hardersche Drüse ist sehr gross.

Ausserdem hat Miessner noch einige Beobachtungen gemacht, die hier noch zusammengestellt sein mögen:

1. Die Hardersche Drüse des Hirsches und Damhirsches besitzt zwei Ausführungsgänge.

2. Der Hase verhält sich in seinen Drüsen genau wie das Kaninchen, dessen Augendrüsen Lor schon eingehend untersucht hat. Er besitzt zwei Thränendrüsen (*Glandula lacrimalis superior* und *inferior*), die *Glandula infraorbitalis*, die wie die *Glandula orbitalis* des Hundes zu den Speicheldrüsen zu zählen ist, und dann die Nickhaut- und Hardersche

¹⁾ Die Drüsenendstücke Alveolen schlechthin zu nennen, ist wohl kaum zulässig und dürfte wohl geeignet sein, die in der Drüsenanatomie herrschende Unsicherheit noch zu vergrössern.

Drüse. Letztere ist wie beim Kaninchen in eine in frischem Zustande rötliche und eine weisse Partie zu trennen, die auch histologisch voneinander unterschieden sind.

3. Die Hardersche Drüse der Hausmaus gleicht der weissen Partie der entsprechenden Drüse des Kaninchens, die Hardersche Drüse der Feldmaus aber der roten Partie.

Der Maulwurf besitzt weder einen Blinzknorpel noch eine Nickhaut und Hardersche Drüse.

Von besonderem Interesse musste die Entwicklung der Drüsen sein, mit der sich Lutz (75) beschäftigt hat.

Dabei hat sich beim Schwein und Rind ergeben, dass man es dort nicht mit einer einheitlichen Drüse zu thun hat, sondern mit einer Gruppe räumlich mehr oder weniger zusammengedrängter Drüsen, die an Zahl den Ausführungsgängen entsprechen und von dem Konjunktivalepithel der Nickhaut gemeinsam ihren Ausgang nehmen. Von diesem können sie sich mit ihrem Drüsenkörper verschieden weit entfernen: die von geringerer Entwicklung bleiben in der Nachbarschaft der Nickhaut und formieren die eigentliche Nickhautdrüse, während z. B. beim Schweine eine besonders kräftige Drüsenanlage weiter nach dem Inneren der Augenhöhle vordringt, und dicht hinter und neben jener ersteren eine besondere Drüsenpartie bildet, nämlich die Hardersche Drüse. Diese fehlt eben beim Rinde vollständig.

Ist demnach der innere Grund für die Zweiteilung der Drüse des dritten Augenlides in dem gegenseitigen Verhalten ihrer einzelnen Anlagen zu suchen, so scheinen ausserdem noch äussere Ursachen, mechanische Momente bis zu einem gewissen Grade hierbei mitzuwirken. Nach dieser Richtung fällt es auf, dass jene hintere abgetrennte Partie, also die Hardersche Drüse, häufig mit ihrem vorderen Ende auf die Aussenfläche der Nickhautdrüse vorgeschoben ist: so besonders beim Schwein. Aber auch beim Kaninchen bedeckt nach den Angaben von Peters (85) das vorderste Ende der Harderschen Drüse noch eine kurze Strecke die Aussenfläche des Nickhautknorpels. Endlich zeigt beim Rinde die hintere, knorpelfreie Drüsenhälfte das Bestreben, sich auf die Aussenfläche des vorderen, knorpelhaltigen Drüsenteiles hinaufzuschieben. Eine Erklärung dafür findet man in der grossen Beweglichkeit der Drüse dicht hinter dem Nickhautknorpel, in der Unnachgiebigkeit des letzteren bei rückwärts nach dem Inneren der Augenhöhle gerichtetem hinteren Ende und schliesslich in dem Widerstand, den die Drüse in der Tiefe der Augenhöhle findet. Diese Momente werden umsomehr in Betracht kommen, je weiter die Drüse nach hinten den Nickhautknorpel

überraagt, wie es hauptsächlich beim Rinde beobachtet werden kann. Beim Schweine, bei dem es sogar zu einer räumlichen Trennung der Drüse gekommen ist, erscheint diese, wenn nicht veranlasst, so doch begünstigt worden zu sein durch den Umstand, dass jene hintere Drüsenpartie in den Venenplexus der Orbita hineingeraten ist und dort ein- und abgeschlossen wurde.

Da, wo die Nickhautdrüse den Knorpel nach hinten nicht überraagt, wie bei allen unseren übrigen Haussäugetieren, kommt es auch nicht zur Abtrennung einer hinteren Partie, d. h. zur Bildung einer Harderschen Drüse. Andererseits musste beim Meerschweinchen, bei dem nur ein stark reduziertes Augenlid ohne Knorpel vorhanden ist, aus letzterem Grund Löwenthal (71) die einzig vorhandene Drüse eine Hardersche Drüse nennen.

Lutz hat dann auch die Drüsen noch auf ihren Fettgehalt untersucht. Er fand sowohl in der Nickhautdrüse wie in der Harderschen Fett, nur beim Schwein war kein Fett vorhanden. Auf die Fetthaltigkeit der Thränendrüse wollen wir noch im Zusammenhang eingehen. Vielleicht hängen die sehr wechselnden Mengen von Fett, die in den Drüsen gefunden wurden, mit dem jeweiligen Zustand der Drüse, oder auch mit der Rasse oder dem Alter zusammen.

Beim Hunde zeigt die Thränendrüse einen von der gewöhnlichen Struktur der Lacrimalis abweichenden Bau im Sinne des Baues der zugehörigen Nickhautdrüse.

Nach den entwicklungsgeschichtlichen Ergebnissen schlägt Lutz vor, statt von einer Nickhautdrüse und Harderschen Drüse von einer Pars anterior und posterior glandulae membranae nictitantis zu sprechen.

Doenecke, der die Entwicklung der Harderschen Drüse beim Sperling untersucht hat, schliesst sich den Sardemannschen Beobachtungen an, nach denen die Thränendrüse und die Hardersche Drüse ursprünglich genetisch und histologisch gleichartige Bildungen sind. Sie bilden anfangs ein indifferentes Drüsenstratum, das dem Ektoderm entstammt, sodass sie also in bestimmter physiologischer Richtung umgewandelte Integumentaldrüsen sind.

Über die Hardersche Drüse der Amphibianiden äussert sich Fischer (29), indem er bemerkt, dass der ganze rudimentäre Augapfel von der Drüse eingehüllt ist; sie füllt den ganzen Raum zwischen dem Bulbus und der Schädelswand, der Gehirnkapsel, aus, von beiden nur durch eine dünne Bindegewebskapsel getrennt. Ein Lappen der Drüse schiebt sich unter die Schädelskapsel und reicht bis auf das Palatinum, auf das Dach des Mund- bzw. Rachenraumes. Die Drüsenschläuche

sammeln sich in einem kurzen Ausführungskanal, und dieser mündet in das orbitale Ende des Thränenganges. Mit dem Konjunktivalsack hat die Drüse keine direkte Kommunikation mehr. Wahrscheinlich funktioniert die Drüse nur als Speicheldrüse. Allerdings könnte das Sekret mittelst des nur in der Einzahl vorhandenen Thränenröhrchens bei Trogonophis in den Konjunktivalsack gelangen, bei Typhlops ist auch diese Verbindung geschwunden.

Löwen thal (71—74), dem wir schon mehrere Angaben über Augen drüsen verdanken, hat auch die oben erwähnte Glandula infraorbitalis der Ratte genauer untersucht. Sie ist dicht neben der Harderschen Drüse gelegen, von der sie nur durch eine dünne Bindegewebscheide getrennt ist, und von der sie sich auch in der Farbe unterscheidet. In ihr kommen zwei Arten von Drüsenteilen vor, sie ist also eine heterogen gebaute Drüse. Die eine Art enthält Alveolen, die ein sehr enges kaum erkennbares Lumen haben; sowohl die Zellen, wie die Zellkerne sind von sehr verschiedener Grösse; in dem stark körnigen Zelleibe sind meist nur ganz feine und zerstreut liegende Körnchen, die sich mit Überosmiumsäure schwärzen, eingebettet. Die anderen Drüsenteile haben in den Alveolen ein weites Lumen, sie sondern ein stark fett-haltiges Sekret ab, das mitunter die Lumina vollständig ausfüllt. Der Unterschied der beiden Formen ist nach der Abbildung sehr auffallend.

Ausserdem kommen in der Drüse noch zerstreut liegende Inselchen vor, die aus sehr kleinen Alveolen bestehen. Auch die Zellen und Zellkerne sind merklich kleiner. Die Zellen sind sehr niedrig, der innere Rand der Zellen überschreitet kaum die Niveaus der Kerne. Das Protoplasma ist sehr feinkörnig. In den engen Lumina finden sich hyaline Schollen. Ob die Inselchen jugendliche in der Ausbildung begriffene Teile von Drüsensubstanz oder selbständige in funktioneller Hinsicht differente Drüsenabschnitte seien, konnte nicht entschieden werden.

Ausser dieser Drüse gehört hierher noch eine andere neben dem vorderen oberen Rande der Parotis gelegene Drüse, die als äussere Orbitaldrüse, Nebenhörspeicheldrüse (Glandula orbitalis externa) bezeichnet wird. Ihr Ausführungsgang geht zur eben beschriebenen Infraorbitaldrüse; darüber wird sogleich noch näheres gesagt werden.

Die Drüse ist nach dem tubulo-acinösen Typus gebaut. Die Lumina der Endstücke sind besonders eng; die Zellen sind recht verschieden gross. Die Kerne der grossen Zellen haben sehr wechselnde Gestalt, gelappt, eingekerbt, etc. sodass Löwen thal meint, dass hier an Zeichen

direkter Kernteilung zu denken ist. Der Zelleib ist körnig, an den grössten Zellen eigentümlich gestreift, und enthält häufig Vakuolen.

Drei grössere Ausführungsgänge treten aus der Drüse heraus, und vereinigen sich zu einem Hauptgang, und zwar erst im Bereiche der Infraorbitaldrüse, und dann münden in ihn die Ausführungsgänge der Infraorbitaldrüse. Der Endgang mündet dann am äusseren Augenwinkel. Woher die Vereinigung der Drüsengänge kommt — was wohl bei Embryonen leicht zu entscheiden gewesen wäre — hat Löwenthal nicht untersucht.

Die „glande infra-orbitaire“ des Kaninchens liegt nach den Angaben von Lafite-Dupont (59) unterhalb der unteren fibrösen Wand der Orbita. Sie füllt den Raum aus, der zwischen dem Musculus buccinator, den Pterygoidmuskeln, dem vorderen Rande des Musculus temporalis und den aufsteigenden Ästen der Arteria maxillaris superior und inferior befindlich ist. Beim Menschen liegt an derselben Stelle das corpus adiposum malae, der Bichatsche Fettkörper. Auch hier liegt jedoch eine kleine Drüsenmasse über dem oberen Rande des M. buccinator, die von mehreren Drüsenlappen gebildet wird, die zu den accessorischen Speicheldrüsen gehören. Diese Drüsen und den Fettkörper hält Lafite-Dupont für den Rest der infraorbitalen Drüse, wie sie beim Kaninchen besteht.

Um Beweise für diese Annahme zu finden, hat Lafite-Dupont die Drüse bei anderen Nagern, Wiederkäuern, Carnivoren und beim Menschen in verschiedenen Entwicklungszuständen untersucht.

Auch beim Kaninchen findet sich Fett zwischen den Läppchen der infraorbitalen Drüse, die histologisch im allgemeinen den Charakter einer Speicheldrüse zeigen.

Beim Eichhörnchen ist die Drüse vielmehr von Fett durchsetzt und dadurch in zwei Gruppen von Lobuli geteilt. Beim Schaf und Rind sind die Fettmassen bedeutend grösser, die Drüsen sehr klein. Beim Hunde sind als Reste der Glandula infraorbitalis am oberen Rande des M. buccinator Drüsengruppen von circa drei Centimetern Durchmesser nachzuweisen. Über ihnen liegt Fett.

Beim Menschen unterscheidet Lafite-Dupont zwei Abteilungen des Corpus adiposum malae, die voneinander durch eine Aponeurose getrennt sind. Die molaren Speicheldrüsen sind als Reste der Infraorbitalen Drüse aufzufassen, wie bei den vorhergenannten Tieren. Gestützt wird diese Auffassung vor allem durch das Verhalten des Ausführungsganges, der bei allen diesen Drüsen den ähnlichen Verlauf hat. Der Bichatsche Fettklumpen hat dann den Platz der im Laufe

der phylogenetischen Entwicklung stark atrophierten Drüse eingenommen.

Das Vorkommen von Fett in der Thränendrüse soll nach Lutz schon 1854 von W. Krause bemerkt worden sein. Lutz sagt dann weiter, dass es einleuchtend sei, dass ein fettes, öliges Sekret am ehesten der Aufgabe genügen könne, einerseits eingedrungenes Wasser und Fremdkörper möglichst unschädlich zu machen, und andererseits die Beweglichkeit des Lides am Bulbus zu fördern. Diese letztere Notiz büsst sehr an Wahrscheinlichkeit ein, wenn man die Analysen der Thränenflüssigkeit vergleicht, bei denen höchstens von Spuren von Fett die Rede ist, sodass man doch unmöglich von einer öligen Flüssigkeit bei den Thränen sprechen kann. Das ist aber sicher, dass in den Thränendrüsen unserer Haussäugetiere Fett vorkommt (mit Ausnahme des Schweines) als feinste Tröpfchen in den Alveolarepithelien.

Axenfeld (6) hat dann beim Menschen sorgfältige Untersuchungen nach dieser Richtung angestellt. Es war beobachtet worden, dass an Thränendrüsen, die wegen Epiphora operativ entfernt waren, Fett in grossen Mengen vorhanden ist. Axenfeld hat nun aber auch in ganz normalen Thränendrüsen grosse Mengen von Fett gefunden, wenn sie genügend lange mit Flemmingscher Flüssigkeit behandelt worden waren. In den Zellen der Tubuli kommen regelmässig sog. fuchsinophile Granulationen vor, die aber ganz normalen Zellen angehören, die nicht, wie früher behauptet wurde, Anzeichen von Degeneration aufwiesen. Auch das Fett kommt in Zellen zur Beobachtung, die durchaus normal sind, und sich nicht im Zustand der fettigen Degeneration befinden.

In fünf Thränendrüsen von Leichen fand Axenfeld dann besonders reichliche Mengen von Fett, wenn die Drüsen 12—24 Stunden nach dem Tode konserviert waren, was damit zusammenhängen kann, dass bei der postmortalen Veränderung der Zellen die feinen Fetttropfen konfluieren und stärker nachweisbar werden. Dass hierbei die Fettbildung selbst kadaverös ist, ist nach den allgemeinen Erfahrungen der Pathologie auszuschliessen.

Auch bei einer wegen einer tiefen Orbitalentzündung exstirpierten Thränendrüse fand sich reichlich Fett. Jedoch hat der Autor keine Drüse aus einer vollkommen normalen Orbita ganz frisch untersuchen können; so kann er allerdings nur sagen, dass es sehr wahrscheinlich ist, dass der Befund von Fett keiner Degeneration zu entsprechen braucht. Der Fettgehalt wird bei einer vorwiegend ruhenden Drüse anders sein, als in einer thätigen, und es kann deswegen nicht wunder nehmen, wenn bei Epiphora der Befund besonders reichlich ist.

An den Ausführungsgängen ist die innere Epithelschicht, die ein im ganzen dunkles Protoplasma zeigt, in der Nähe des Lumens dicht mit Fetttropfen durchsetzt. Das könnte so erklärt werden, dass die Ausführungsgangepithelien auch secernieren, oder dass diese Zellen das in der Drüse erzeugte Fett resorbieren, weil die Thränenflüssigkeit doch fast gar kein Fett enthält. Dies letztere glaubt aber Axenfeld deswegen nicht annehmen zu dürfen, weil in dem Sekret der Tubuli überhaupt kein Fett gefunden wird, das Fett also nicht secerniert wird. Er glaubt in dem Verhalten der Ausführungsgangepithelien einen anschaulichen Beweis für die sekretorische Funktion der Ductusepithelien zu finden.

Ob die schwarz gefärbten Elemente wirklich normales Fett sind, darüber kann kein sicheres Urteil abgegeben werden. Es ist ja bekannt, dass Osmium nicht nur Fett schwärzt. Das bedarf noch eingehender mikrochemischer Untersuchung. Dass das Fett aber ein normaler Bestandteil der Thränendrüse ist, das wird nach den Lutzschen Angaben von Tieren wohl zur Gewissheit.

Die Studien, die Noll (79) über die morphologischen Veränderungen der Thränendrüsen bei der Sekretion angestellt hat, gehen von allgemeineren Gesichtspunkten aus, von denen besonders reichlich seit langem die Speicheldrüsen betrachtet wurden. Da er tierisches Material systematisch in gereiztem und ruhendem Zustande untersucht hat, sind seine Untersuchungen besonders interessant in Hinblick auf die eben besprochenen Beobachtungen von Axenfeld.

Nach der litterarischen Umschau, die Noll seiner Arbeit voranstellt, war Kolosso w der erste, der ruhende und thätige Drüsenteile voneinander schied. Die nichtgereizte Zelle charakterisiert sich nach seiner Fixierungsmethode durch ein deutliches Protoplasmanetz, mit basal gelegenen unregelmässig geformten Zellen. Die gereizte Zelle dagegen enthält nur nach der Spitze zu ein Protoplasmanetz, während die Basis in mehr oder weniger grosser Ausdehnung von homogener Substanz erfüllt ist. Der Kern liegt mehr nach der Mitte der Zelle zu. Zimmermann (112), der auch am Menschen seine Untersuchungen angestellt hat, unterscheidet zwei Arten von secernierenden Zellen. Erstens hohe Zellen, in denen sich drei Zonen voneinander unterschieden: die basale Zone mit lamellärer Struktur, die mittlere Zone mit gerüstartiger Struktur und die dem Lumen zunächst gelegene dritte Zone, die durch Saffranin heller als die anderen gefärbt ist. Die Höhe der letzteren, in der sich die doppelten Centrankörper befinden, ist variabel. Dieser Zellabschnitt stellt nach Zimmermann die Sammelstelle für das Sekret

dar. Die Kräfte für die Austreibung des Sekretes sind in der Sammelstelle und in der Filarmasse des mittleren Zellabschnittes zu suchen. Die zweite Art der secernierenden Zellen ist kleiner. Bei ihnen bildet die ganze Zelle bis auf eine basale Schicht, die auch Lamellenbildung zeigt, den Sammelort für das Sekret. Letzteres tritt in Form von Tropfen auf, die in einem gröberen Maschenwerke liegen. Der Austritt der Tropfen erfolgt durch Vorrücken von der Basis nach der Spitze zu. Erst im Drüsenlumen quellen diese auf und zerfliessen dann.

Noll hat die Katze, wegen der leichten Möglichkeit die Thränen-drüse zu reizen, untersucht; er arbeitete sowohl an frischem wie konservierten gereiztem und nichtgereizten Material.

Die Reizung geschah auf elektrischem Wege oder durch Pilokarpin-injektionen. Die Drüsen von längere Zeit im Dunkeln gehaltenen Tieren und solchen, denen der Nervus lacrimalis durchschnitten war, zeigten keinen Unterschied gegen die frischgefangener Katzen.

Bei der frischen nichtgereizten Drüse sieht man die Zellgrenzen in den Alveolen nicht immer deutlich. Der Zellkern ist stets glatt, die Zelle ist von dicht aneinander gelagerten Granula erfüllt. Mitunter waren diese Granula einzelner Drüsen durchweg von geringerem Lichtbrechungsvermögen als sonst in den meisten Fällen. Lässt man zu den Zellen Wasser zufließen, dann werden die Granula ganz undeutlich, treten aber bei Ersatz des Wassers durch 2% Kochsalzlösung wieder hervor. Die Quellung der Granula im Wasser ist die Ursache dieser Erscheinung. Der protoplasmatische Bestandteil der Zelle bildet um die Sekretgranula ein Wabenwerk. Ausser diesen „Granulazellen“ kommen zweitens Zellen vor, die keine Granula erkennen lassen, dafür aber ein trübe erscheinendes homogenes Protoplasma enthalten. In diesem liegen vielfach in sehr reichlicher Zahl Körnchen von der Grösse und dem Aussehen der Körnchen der Granulazellen, diese Zellen werden als „matte Zellen“ bezeichnet.

An den im Altmannschen Gemisch fixierten Drüsen bemerkt man helle und dunkle Zellen. Die hellen Zellen enthalten ausser dem basal liegenden Kern ein regelmässiges zartes Netzwerk, das die ganze Zelle durchzieht, und nur an den seitlichen Rändern der Zelle, manchmal auch an der Basis, einen dichteren Saum bildet. In dem Netze liegen fuchsinophile Zellen Altmanns. Der Mascheninhalt färbt sich fast garnicht.

Die im ganzen kleineren dunkleren Zellen enthalten bedeutend zahlreichere Protoplasmakörnchen neben fädigen Bildungen, beide dicht zusammengelagert. Der Kern liegt teils basal, teils in der Mitte der

Zelle. Das Protoplasma ist sonst ziemlich homogen. In den Maschen des Protoplasmanetzes liegen dunkler sich färbende Substanzen.

Zwischen beiden Zellsorten kommen ausserdem noch Übergänge vor.

In einem kleineren Teil von Zellen kommen sich mit Osmium schwarz färbende Fetttröpfchen vor.

Die Zellkerne der helleren Zellen sind häufig unregelmässig konturiert, bisweilen mit zackigem Rande; die zackigen Ausläufer der Kerne können dann direkt in das Protoplasmanetz übergehen.

Die Kerne der dunkleren Zellen sind stets rundlich-oval. Sie enthalten ausser einem bis zwei Kernkörperchen eine helle Grundsubstanz, die entweder ganz ungefärbt ist oder weniger gefärbte körnige Elemente besitzt.

Die hellen und dunklen Zellen finden sich in einem Alveolus. Häufig erscheinen die dunklen Zellen ganz so angeordnet wie die Halbmonde der Schleimdrüsen. Die dunklen Zellen reichen aber auch bis an das Lumen der Alveolen heran. Oftmals liegen die dunklen Zellen zu mehreren oder einzeln in unregelmässiger Lage zwischen den hellen Zellen, sodass man die halbmondartige Anordnung nicht als ausschliesslichen Modus ihrer Lagerung bezeichnen kann. Sekretkapillaren zwischen den Zellen sind nicht allzu zahlreich.

Fixierung der Drüse mit anderen Flüssigkeiten lässt die Zelldetails häufig in etwas anderer Form erkennen. Die Sekretkapillaren sind namentlich bei der Fixierung mit Sublimat sehr deutlich. Dabei sieht man, wie auch Zimmermann schon hervorgehoben hat, dass nur zwischenzellige Kapillaren existieren.

Um nun die Bilder der frischen Zellen mit denen der fixierten in Einklang zu bringen, hat Noll unter dem Mikroskop die Art der Einwirkung hauptsächlich der Altmannschen Mischung beobachtet.

Das Netzwerk des Protoplasmas geht bei der Fixierung aus dem Fachwerk der frischen Zelle hervor, die Körnchen an der Basis gewinnen noch an Glanz. In dem Netzwerk treten aber im Laufe der Einwirkung Körnchen auf, die vorher nicht dagewesen sind. Jedoch scheint ein Teil der fuchsinophilen Granula mit den vitalen Protoplasma-körnchen identisch zu sein.

Der Inhalt der Maschen, der beim frischen Präparat sehr deutlich war, tritt auch nach der Fixierung gut hervor, und zwar ziemlich gleich gut an den Granulazellen und den matten Zellen. Man kann aber nicht für alle Fälle sagen, welche Zellen der frischen Drüse den hellen, welche den dunkeln Zellen des fixierten Bildes entsprechen; jedoch ist das festzustellen, dass dunkle wie helle Zellen des Balsampräparates in

der Hauptsache aus vital granulahaltigen Zellen hervorgegangen sein müssen. Vakuolen, die an fixierten Präparaten erscheinen, indem sich der Mascheninhalt nicht färbt, sind immer als Kunstprodukte anzusehen: sie sind durch Auflösung der ursprünglich vorhandenen Granula entstanden.

Die Kerne sind in frischen Präparaten immer rund und enthalten nur ein Kernkörperchen, alles andere, was man an fixiertem Material sieht, muss also aus der Einwirkung der Reagentien erklärt werden.

Bei der frischen gereizten, und zwar zunächst elektrisch gereizten Drüse bemerkt man, dass die Alveolen bei weitem nicht so viel Granulazellen enthalten, wie bei der nichtgereizten. In der Hauptsache sieht man Zellen mit matter Grundsubstanz, deren Abgrenzung voneinander meist nicht zu erkennen ist. Das homogene Protoplasma enthält sehr zahlreiche Körnchen. Die rund erscheinenden Kerne sind deutlich, und auch Kernkörperchen treten hervor, von einer Struktur der Kerne ist sonst nichts zu sehen. Die Zellen sind im allgemeinen kleiner und zeigen eine grosse Ähnlichkeit mit den matten Zellen der nichtgereizten Drüse, enthalten aber wohl noch mehr Körnchen als jene. Neben Granula enthaltenden Zellen, die aber erst durch 2% Kochsalzlösung deutlich gemacht werden, kommen auch sicher granulalose Zellen vor.

Granulazellen, die ganz denen der ruhenden Drüse entsprechen, kommen auch vor.

An den nach Altmann fixierten Drüsen erscheinen die Alveolen verkleinert. Das Lumen ist oft bedeutend erweitert. Sowohl dunkle wie helle Zellen sind vorhanden. Erstere, sowie Übergangsformen, sind besonders häufig. Die dunklen Zellen sind klein, ihr Kern nimmt einen noch verhältnismässig grossen Raum ein. Sie stehen offenbar den dunklen Zellen der nichtgereizten Drüsen sehr nahe. In ihnen kommen Fetttropfen von ziemlicher Grösse vor. Die fuchsinophilen Granula sind sehr reichlich und liegen in anscheinend homogenem Grund. Mitunter lässt sich ein Netz nachweisen, häufig aber nicht. Nach dem Lumen zu sind diese Drüsenzellen oft unregelmässig abgegrenzt. Von dem ersten Auftreten von hellen Lücken bis zu der vollständigen Füllung der Zellen damit finden sich zahlreiche Übergänge. Auch die hellen Zellen besitzen nach dem Lumen zu eine unregelmässige Begrenzung, öfters öffnen sich die Maschenräume geradezu nach dem Lumen. Auch hier geben die anderen Fixierungsmittel teilweise andere Bilder. Die Zellkerne sind meist rundlich.

Die Zellen, die nach der Konservierung ein Netzwerk oder Granula erkennen lassen, entsprechen im ganzen den Granulazellen der frischen

Drüse. Einige der matten Zellen, die auf Zusatz von 2% Kochsalzlösung Granula erkennen liessen, werden auch den Zellen mit netzförmigem Protoplasma entsprechen. Die übrigen matten Zellen des frischen Gewebes dagegen werden in der Hauptsache im fixierten Präparat als Zellen ohne Netzstruktur oder Granula (dunkle Zellen) mit homogenem Protoplasma erscheinen.

Die frische Untersuchung der mit Pilokarpin zur Thätigkeit veranlassten Drüsen ergab im allgemeinen dieselben Bilder wie die elektrisch gereizten. An den fixierten Präparaten treten viele helle Zellen hervor, aber auch einige ganz dunkle und Übergangsformen. Auffallend sind die grossen Vakuolen, die sowohl in den hellen, wie in den dunklen Zellen liegen.

Es fragt sich nun, was wir aus den beschriebenen Bildern hinsichtlich der morphologischen Veränderungen schliessen können, die die Drüsenzellen bei ihrer sekretorischen Thätigkeit erleiden.

Das Schwinden der Granula muss als ein charakteristisches Zeichen der Thätigkeit der Drüsenzellen aufgefasst werden: das ergibt sich aus den mitgeteilten Beobachtungen sehr leicht. Die granulahaltigen Zellen sind als die mit Sekret gefüllten, die granulalosen als die leeren Zellen aufzufassen. Die Granula und Granulareste in dem Protoplasma der dunklen Zellen müssen als Vorstufen für die Granula, die als Vakuolen erscheinen, aufgefasst werden. Der totale oder partielle Verlust an Granula bei der Sekretabgabe bewirkt, dass deren Volumen sich nicht unerheblich verkleinert.

Das Protoplasma der Zelle bleibt, wie auch schon R. Krause und Kolossow für Drüsenzellen annahmen, intakt. Die Kerne der sekretleeren Zellen sind im allgemeinen grösser als die der sekrethaltigen. Ob die Formveränderungen der Kerne auf chemische oder physiologische Verschiedenheiten der Kernsubstanz zu beziehen sind, scheint auf Grund der histologischen Beobachtung allein nicht möglich zu entscheiden. Lageveränderungen des Kernes sind nicht mit Sicherheit während der Thätigkeit der Zellen nachzuweisen.

Die halbmondförmigen Bildungen sind im wesentlichen durch den jeweiligen Sekretionszustand bedingt. Sie kommen dadurch zustande, dass die weniger sekretgefüllten Zellen von den sekretvollen an die Wand gedrückt werden. Sie finden sich nur dann, wenn der Alveolus in grösserer Anzahl sekretgefüllte Zellen enthält. Nach starker Reizung kommen sie nicht zur Erscheinung. Ob die Halbmondbildungen eine Stütze der Phasentheorie von Stöhr bilden, darauf kann Noll nach den bisher vorliegenden Beobachtungen keine sichere Antwort geben.

Die Bilder, die die mit Pilokarpin vergifteten Drüsen zeigen, sind vielleicht auf eine Destruktion zurückzuführen.

So giebt diese überaus sorgfältige Arbeit zugleich einen Beitrag zu der allgemeinen Drüsenmorphologie und Physiologie, da die allgemeinen Ergebnisse gut zu den an anderen Drüsen beobachteten That-sachen passen.

Hočwar (50) hat an zwanzig menschlichen Augen die Topographie der Thränendrüse untersucht und ist dabei zu folgenden Resultaten gekommen: Das Gewebe der Thränendrüse findet sich auch im subcutanen Gewebe im Bereiche des Canthus externus, weiter im Bereiche des Ober- und Unterlides nicht nur subkonjunktival, sondern auch subcutan, bis zur Gegend der Mitte der Lidspalte. Die Lappchen der Drüse bilden ausser der kompakten Masse der beiden Hauptteile an den eben genannten Stellen in der Regel kleine Gruppen, bisweilen aber eine geschlossene Reihe durch die genannten Orte von der oberen bis zur unteren Übergangsfalte. Die Lappchen sind abgeplattet, keilförmig oder schildförmig, wenn sie von straffem Gewebe umschlossen sind, kreisrund oder eiförmig, wenn sie in lockeren Bindegeweben eingebettet sind. Alle diese Lappchen haben Ausführungsgänge, die in der temporalen Tasche der Bindehaut münden, sind also sekretorisch thätig. Ausser diesen Lappchen, die in den verschiedensten Grössen vorkommen, kommen in dem ganzen oben umschriebenen Gebiete in den Lücken des Bindegewebes Elemente tubulo-acinösen Drüsengewebes von kleinster Ausdehnung bis zur isolierten Gruppe einzelner Drüsenzellen ohne Ausführungsgänge, also versprengte, vom Mutterboden abgetrennte sterile Elemente vor. Diese sonderbaren kleinsten Drüsenanteile finden sich gleichmässig bei allen Altersstufen; dagegen ist das oben beschriebene Gebiet der Ausdehnung des Thränendrüsengewebes beim Kinde kleiner als beim Erwachsenen.

Annähernd in der Hälfte der untersuchten Fälle sieht man Lappchen tubulo-acinösen Gewebes entweder im subkonjunktivalen Bindegewebe oberhalb des Tarsus oder häufiger in diesem selbst, die hart an den Meibomschen Drüsen, entweder an der dem Ausführungsgange entgegengesetzten Seite liegen oder sich an eine ihrer Längsseiten anschmiegen oder in das Innere der Meibomschen Drüsen eindringen und von den Acini umschlossen werden. Dementsprechend sind diese tubulo-acinösen Drüsen entweder kreisrund oder nierenförmig oder eckig. Die Ausführungsgänge dieser immer scharf begrenzten Drüsen münden in den seichten Gruben zwischen den Papillen der Bindehaut. Die histologische Struktur und die Topographie bringt diese Drüsen in den

innigsten Zusammenhang mit der eigentlichen Thränendrüse, zu der sie in dem gleichen Verhältnis stehen wie die tubulo-acinösen Drüsen der Mundhöhle zu den Speicheldrüsen.

Ob an den merkwürdigen versprengten Drüsenteilen ohne Ausführungsgang Zeichen von Sekretion oder etwa Degeneration zu bemerken sind, darüber werden keine Angaben gemacht.

Im Anschluss an diese Arbeit sei gleich der Untersuchung von Alt (5) gedacht, der an menschlichem Leichenmaterial systematisch die oberen und unteren Lider in verschiedener Schnittrichtung durchforscht hat. Auf 36 Tafeln werden mikrophotographische Aufnahmen von den allerdings wohl oftmals nicht sehr schönen Präparaten, die deutlich kadaveröse Veränderung zeigen, reproduziert.

Die Thränendrüsen, die ihrer Lage nach bekannt sind, fand er beim Neger noch einmal so gross oder noch grösser als bei Weissen. Gewöhnlich fand er unter den Ausführungsgängen einen besonders lang und gross.

Ausser diesen beiden kompakten Hauptdrüsen kommen noch einzelt liegende bis 40 und mehr vor. Sie haben dieselbe Struktur wie die Thränendrüsen und wohl auch sicherlich dieselbe Funktion.

Sie liegen am lateralen Teil des Fornix, reichen aber auch bis zur Mittellinie des Lides und darüber hinaus und kommen im oberen und unteren Lide vor. Ihre Ausführungsgänge durchbohren meist schräg die Conjunctiva und münden in dem Konjunktivalsack in spitzem Winkel. Gewöhnlich sind die Ausführungsgänge von dichtem lymphoiden Gewebe umgeben, während Alt sonst wahre Lymphknötchen in der normalen Conjunctiva nicht gefunden hat.

Ausserdem giebt es noch je eine solche Drüse am medialen Winkel des oberen Lides, bestehend aus zwei, drei bis vier Lobuli, und eine etwas kleine Drüse am unteren Lid nahe der Caruncula lacrimalis.

Ausser den im Tarsus liegenden Meibomschen Drüsen beschreibt er noch die acino-tubulösen Drüsen. Sie liegen am besten entwickelt im temporalen Teil des Tarsus, reichen bis zur Mittellinie und kommen nur selten in dem nasalen Teil zur Beobachtung. Meistens liegen sie im oberen Teil des Tarsus oberhalb der Meibomschen Drüsen. Sie sollen ähnlichen Bau wie die Thränendrüsen haben, nur sind sie in ihrer Erscheinung etwas modifiziert durch die Dichtigkeit des festen Gewebes, in dem sie eingebettet sind.

In dem Lidrande liegen noch reichlich tubulöse Drüsen, namentlich im oberen Lide; dies sind modifizierte Schweissdrüsen, wenn dem Autor auch wiederum die Ähnlichkeit mit Talgdrüsen auffällt. Der

Ausführungsgang soll von einem grösseren Sammelraum ausgehen, in den die Drüsenendstücke münden. Die Ausführungsgänge münden in die Talgdrüsen oder am freien Rande des Lides. Alle diese Angaben sind wenig überzeugend und auch aus den Abbildungen kann man keine sichere Vorstellung bekommen. Neben den letzten Augenwimpern liegt temporal- und nasalwärts noch je eine grössere derartige Drüse. Unter Umständen reichen sie auch ziemlich weit zwischen die Tarsaldrüsen (Meibom) hinein.

Von den Thränenableitenden Wegen sagt Alt, dass in der Regel beide Thränenkanälchen vor dem Eintritt in den Thränennasengang sich zu einem dickeren Gang vereinigen. Die Länge dieses gemeinsamen Ductus ist ausserordentlich verschieden. Im Saccus nasolacimalis befinden sich zwei Arten von Drüsen. Die eine Form sind acinöse Drüsen, wie sie im Augenlid gefunden werden, die andere tubulöse, gerade wie die Schweissdrüsen.

Über den Ductus nasolacimalis werden weiter keine Angaben gemacht.

Köster (56) hat, um die Frage der Innervierung der Thränen-drüse zur Lösung zu bringen 41 Fälle von Gesichtslähmung auf die Thränenabsonderung hin untersucht. Bei frischen Fällen besteht häufig Vermehrung der Thränenabsonderung, die als leichter Reizzustand aufzufassen ist. Häufiger ist aber noch die Verminderung und das völlige Ausbleiben der Thränensekretion auf der Seite der Facialislähmung. Der Sitz der Lähmung muss in der Mitte des Ganglion geniculi sein, denn die sekretorischen Fasern gehen durch den Nervus petrosus superficialis major zum Ganglion sphenopalatinum in den zweiten Trigeminusast und durch den Subcutaneus malae zum Nervus lacrimalis. Die Beziehung des Trigeminus zur Thränenabsonderung beim Menschen ist lediglich eine reflexvermittelnde, er ist der centripetal leitende Ast des Reflexbogens.

Die Vermutung von Vulpian, dass durch die Chorda tympani die sekretorischen Fasern zur Thränendrüse gehen, ist nach Tierexperimenten von Köster hinfällig. Ja er konnte sogar durch weitere Experimente nachweisen, dass beim Hunde, bei der Katze und beim Rhesusaffen der Facialis überhaupt nicht bei der Thränenabsonderung beteiligt ist. Wahrscheinlich ist hier der Sympathicus der sekretorische Nerv. Die Tierversuche sind nicht auf die Verhältnisse beim Menschen übertragbar.

Auch Landolt (61) hat sich mit der Innervation der Thränendrüse beschäftigt und ist ebenfalls zu dem Ergebnis gelangt, dass der

Facialis die sekretorischen Fasern liefere. Auch er betont, was Köster ebenfalls hervorgehoben hat, dass bei kompletter Facialislähmung das Auge in Thränen schwimmen kann, weil von der Conjunctiva fortwährend wässrige Flüssigkeit abgesondert wird, die infolge der Behinderung des Lidschlages nicht durch die Thränenkanälchen abfließen kann. Um nun auch experimentell der Frage näher zu treten, hat Landolt an Kaninchen den Facialis intrakraniell central vom Ganglion geniculi durchschnitten. Reizung der Thränendrüse auf reflektorischem Wege, von der Nasenhöhle aus, gab dann zu erkennen, dass das Auge der operierten Seite trocken blieb, das der gesunden Seite aber bald eine leichte Vermehrung der konjunktivalen Flüssigkeit zeigte.

Um ganz sicher zu gehen, hat dann Landolt nach Entfernung des Flocculus, was ganz ohne Einfluss auf das Wohlbefinden des Tieres ist, den Facialis faradisch gereizt, worauf eine reichliche Menge von klarer und milchiger Flüssigkeit aus dem Auge hervorquoll. Die klare Flüssigkeit stammt aus der Glandula lacrimalis, die milchige aus der Harderschen Drüse. Auf die Orbitaldrüse hat Landolt keine Rücksicht genommen.

Die Reizung des Trigeminiusstammes am Austritt aus dem Gehirn wurde nach Durchschneidung des Facialis und Acusticus auch noch zur Kontrolle ausgeführt, gab aber keine Thränenabsonderung.

Neben der vermehrten Thränensekretion nach Reizung des Facialis ergab sich auch eine sehr vermehrte Speichelabsonderung. Diese Tierversuche auf diese Weise ausgeführt, geben also eine sehr wesentliche Ergänzung der Angaben von Köster, dem die Reizung des Facialis keine deutlichen positiven Resultate ergab. Allerdings hat Köster das Kaninchen von vornherein als ungeeignet für diese Experimente erachtet und nur am Hunde, an der Katze und am Affen operiert. Für den Menschen stimmen aber die Ergebnisse beider Forscher aufs beste überein.

Mit der Thränenkarunkel des Menschen und vor allem unserer Haustiere hat sich wegen der in der Litteratur bestehenden differenten Angaben in eingehender Untersuchung Szakall (102) beschäftigt. Sie muss nach ihm von der Haut der Lider abgeschnürt werden, wenn diese schon die Anlagen von Haaren und Drüsen zeigen.

Beim Pferde ist die schwarz oder schwarzbraun pigmentierte Karunkel von der Grösse einer kleinen Erbse. Die Oberfläche ist dicht behaart, zum Teil sind die Haare so lang, dass sie bei geschlossener Lidspalte zu sehen sind. Sie besitzt nur Talgdrüsen, die in die Haarbälge einmünden. Die Drüsen sind von glatten Muskelzellen umgeben.

Vier bis sieben Lymphknötchen liegen zwischen den Haaren dicht unter der Epidermis.

Beim Rinde ist sie nach der Rasse verschieden stark pigmentiert. Ihre Grösse hängt ab von der wechselnden Füllung eines in ihr liegenden venösen Wundernetzes. Die Haarbalgdrüsen sind kleiner als beim Pferde, es sind mehr Lymphknötchen in ihr vorhanden, und neben den Talgdrüsen kommen auch Knäueldrüsen vor, die allerdings nicht immer zu finden sind.

Beim Schafe dagegen sind die Knäueldrüsen immer ziemlich reichlich vorhanden.

Beim Schwein ist die Karunkel ziemlich gross, von der Farbe der Conjunctiva und hat sehr wenig Haare und Talgdrüsen, dagegen reichliche Knäueldrüsen, die sich dadurch auszeichnen, dass an ihnen Abschnitte zu bemerken sind, die den Thränendrüsen sehr ähnlich sind, vielleicht sogar accessorische Thränendrüsen sind. Das Epithel der Karunkel enthält Becherzellen; ihr Sekret lässt sich mit Mucikarmin färben. Die Pfitznerschen Untersuchungen über die Leydig'schen Zellen der Conjunctiva scheinen dem Verfasser nicht bekannt zu sein, denn er macht keine Angaben, ob diese Schleimzellen sich so verhalten, wie Pfitzner das angegeben hat.

Beim Hunde, dessen Karunkel nach den Rassen verschiedene Lage hat, kommen ausser den stark entwickelten Talgdrüsen auch mehrere mit der Struktur der Thränendrüsen vollkommen übereinstimmend gebaute Drüsenhaufen vor.

Die Katze hat wie das Pferd in der Karunkel nur Haare und Talgdrüsen.

Beim Menschen liegen nach der Untersuchung von Alt (5) grössere Talgdrüsen in der Karunkel und in ihrer Mitte mehrere kleinere Schweissdrüsen. Ausserdem kommen in ihr kleinere (1—2) acinöse Drüsen, die den Thränendrüsen gleichgebaut sind, vor.

Im ganzen Bereich des Thränensackes konnte Hertel (47) bei Erkrankungen verschiedenster Art zahlreiche Lymphknötchen finden, die meistens dicht unter dem Epithel lagen. Er untersuchte daraufhin Föten und normale Thränensäcke von Erwachsenen und konnte dabei feststellen, dass in der Schleimhaut eine reichliche Verteilung von Lymphzellen vorhanden ist, die bei Föten und Neugeborenen im wesentlichen diffus über die Mukosa verbreitet sind; und hier und da finden sich Stellen, die eine bestehende Neigung zur Bildung von konfluierenden Haufen anzudeuten scheinen. Mit zunehmendem Alter lässt sich eine Vermehrung der diffusen Lymphzelleninfiltration konstatieren, und eben-

so eine deutliche Ausbildung cirkumskripter Rundzellenanhäufungen, die schliesslich auch bei ganz normalem Epithel zu Knötchenbildung führen kann. Die Zunahme dieser Bildungen bei Erkrankungen ist durch die zunehmende Reizung durch Bakterien etc. zu erklären.

Drüsen, wie sie Joerss unter anderem (cf. Bericht 1898) im Thränensack beschrieben hat, konnte Hertel an normalen Organen nicht feststellen. Mitunter kommen zwar Falten und Buchten vor, die mit Becherzellen ausgekleidet sind, aber nicht Drüsen genannt werden dürfen. Becherzellen kommen in ganz normalen Thränensäcken vor.

Rochon-Duvigneaud (90) hat ebenfalls die lymphoiden Elemente im Thränennasengang und in dem Thränensack des Menschen beobachtet. Auch er findet und bildet ab typische Lymphknötchen.

Der Thränennasengang verhält sich nach Grosser (42) bei den Vespertilioniden so, dass die Thränenröhrchen auch bei erwachsenen Tieren solid sind, die Mündung des Ganges liegt dicht hinter der äusseren Nasenöffnung. Dagegen weist Plecotus andere Verhältnisse auf. Der Thränennasengang erreicht bei seinem Vorwachsen gegen die Nasenhöhle nicht das Epithel der Nasenhöhle, sondern da, wo der Gang in der Mitte seines Verlaufes auf eine längere Strecke dem Epithel der Nasenhöhle sehr nahe kommt, erfolgt durch Dehiscenz eine sekundäre Mündung. Auch bei *Rhinolophus* besteht, wie der Vergleich der Embryonen mit erwachsenen Tieren lehrt, nur eine sekundäre Öffnung des Ganges in der Nasenhöhle, die ziemlich weit kaudal von dem Ductus incisivus liegt. Ein oralwärts gelegenes Stück des Ganges ist beim erwachsenen Tier zu Grunde gegangen.

Bezüglich des Thränenbeines hat Zabel (111) eine sehr grosse Anzahl von Schädeln untersucht und kommt zu folgenden Resultaten.

1. Das menschliche Thränenbein zeigt zahlreiche Varietäten von der Bildung einer Pars facialis des entweder mit dem Thränenbein vereinigten oder selbstständigen Hamulus bis zu mehr oder weniger starker Reduktion und selbst gänzlichem Fehlen des Knochens: Unter 200 untersuchten Schädeln fand sich fünfmal nur eine Facies lacrimalis entwickelt. An drei Schädeln war das Thränenbein sehr stark rudimentär, darunter zweimal doppelseitig. In diesen Fällen ist es entweder von normaler Gestalt, oder nur noch ein unförmliches Knochenstück. An drei weiteren Schädeln fehlte es vollständig, dabei einmal beiderseits.

2. Einen tiefgreifenden Einfluss auf die Gestaltung der Orbita üben der rudimentäre Zustand und das Fehlen des Thränenbeines nicht aus, indem die Nachbarknochen durch eine vikariierende Hypertrophie ihrer Fortsätze die Herstellung der Thränenregion übernehmen.

3. Am häufigsten und ausgedehntesten beteiligen sich hieran der Stirnfortsatz des Oberkiefers, dann die Orbitalplatten des Oberkiefers und des Stirnbeines und zuletzt und am wenigsten die Papierplatte des Siebbeines.

4. In der Peripherie der Fossa lacrimalis finden sich ziemlich häufig ein oder mehrere Nebenknochelchen, deren Herkunft noch nicht aufgeklärt ist.

5. Von den knöchernen thränenableitenden Wegen wird in den Fällen, in denen das Thränenbein rudimentär ist oder ganz fehlt, die Fossa lacrimalis zum grössten Teil oder ausschliesslich vom Stirnfortsatz des Oberkiefers geliefert.

6. Für die Herstellung des Thränennasenganges in diesen Fällen treten kompensatorisch ein die beiden Oberkieferfortsätze (Processus frontalis und Planum orbitale), die Nasenmuschel, Fortsätze der unteren Siebbeinmuschel und die Papierplatte des Siebbeines. Die Fossa lacrimalis ist an einigen der Schädel mit stark rudimentärem oder ganz fehlendem Thränenbein durch eine Abflachung und zuweilen geringe Verschmälерung von der gewöhnlichen Form unterschieden.

7. Das normale Lumen des Ductus naso lacrimalis liegt bei Langgesichtern intrafacial, bei Kurzgesichtern intraorbital. An der Bildung der medialen Wand beteiligen sich die einzelnen Knochen in sehr wechselndem Masse. Das basale Lumen steht dem orbitalen fast genau parallel. Die Richtung des Kanales zur Sagittalebene verläuft in seltenen Fällen senkrecht, meist nach unten innen, nie nach unten aussen.

Die Form des Kanales ist von vorn gesehen stets sanduhrförmig mit weiter Augenhöhlen- und Nasenöffnung.

Weite und Länge des Kanales schwanken innerhalb ziemlich beträchtlicher Grenzen und zwar die Weite im sagittalen Durchmesser zwischen etwa 11,9 mm und 5,7 mm, im transversalen Durchmesser zwischen etwa 6,8 mm und 4,3 mm; die Länge zwischen 2,5 und 15 mm. Massgebend für die Länge scheint weniger die Schädelform, als vielmehr der höhere oder tiefere Stand der untersten Nasenmuskeln zu sein.

8. Im Vergleich mit diesen Verhältnissen ergeben sich an den Varietäten-Schädeln für die Richtung und Form des Thränennasenganges gar keine oder nur unwesentliche Abweichungen.

9. In den Fällen mit fehlendem Thränenbein ist der in der Tierreihe sich vollziehende Prozess der Rückbildung des Knochens am weitesten fortgeschritten.

Le Double (65) hat sich ebenfalls mit dem Thränenbein beschäftigt, hat aber vor allen Dingen wie bei vielen anderen Arbeiten,

die er gemacht hat, im Auge die verschiedenen Varietäten, die er beim Menschen beobachtet hat, auf Zustände niederer Säugetiere zurückgeführt.

Auch er hat einige Fälle von vollständigem Fehlen des Knochens beobachtet und ebenso von rudimentärer Ausbildung, und beschreibt die Knochen der Umgebung, die zum Ersatz dafür herangezogen werden.

Cruveillier hat gesagt, dass bei den im Wasser lebenden Säugetieren kein Thränenbein vorhanden wäre. Das stimmt aber nicht ganz. Nach Le Double fehlt es vollständig den Knorpelfischen und den Anuren. Ebenso wird es vermisst bei *Manis brevicaudata* und *longicaudata*. Ferner bei *Phoca Groenlandica*, *cristata*, *vitulina*, *hispida* und *barbata*.

Von Anomalien des Knochens wird ferner beschrieben: *Unguis semimembraneux*, *unguis fenestré*. Diese Löcher werden auf Störungen der Ossifikation zurückgeführt, die überhaupt bei der Entwicklung hier eine grosse Rolle spielen. Die ganze Gegend ist ursprünglich membranös; je nach dem schnelleren oder langsameren Vorschreiten der Verknöcherung nach dem Thränenbein hin von den Nachbarknochen aus kann bei rudimentärer Entwicklung oder vollständigem Fehlen des Knöchelchens bald dieser bald jener Knochen zum Ersatz benutzt werden.

Teilungen des Lacrimale durch eine horizontale und eine vertikale Naht sind auch beobachtet worden. Variationen in der Form und Grösse sind so häufig, dass sie kaum einzeln aufzuzählen sind. Auch ethnologisch ist die Form und Grösse des Thränenbeins von Interesse. Bei den Negern ist es durchschnittlich kleiner als bei den Weissen u. s. f. Auch in der Tierreihe kommen in dieser Hinsicht zahlreiche Variationen vor. Ebenso variiert die Stellung des Knochens und damit auch des Eingangsteiles des Ductus nasolacrimalis bei den verschiedenen Völkern bedeutend.

Die Crista lacrimalis posterior kann vollkommen fehlen, vorhanden sein, aber keinen Hamulus besitzen, und der Hamulus, wenn vorhanden, kann sehr verschiedene Dimensionen haben.

In der Umgebung des Thränenbeines finden sich häufig die von Le Double besonders beachteten Osselets perilacrymaux. Er zählt folgende auf:

1. L'osselet ethmo-lacrymal supérieur.
2. L'osselet ethmo-lacrymal inférieur.
3. L'osselet ethmo-lacrymal.
4. L'osselet de la gouttière lacrymale.
5. L'osselet du canal nasal.

6. L'osselet de l'hamule.

7. L'osselet sous-orbitaire.

Die drei ersten Formen liegen postlacrimal, die vierte liegt antelacrimal, die drei letzten liegen infralacrimal.

Alle die Variationen beschreibt Le Double sehr genau und giebt dafür auch instruktive Abbildungen. Diese Knöchelchen haben zum Teil deswegen besonderes Interesse, weil sie bei verschiedenen Tieren als regelmässige Bildung vorhanden sind. Es ist aber unmöglich auf die Details hier näher einzugehen. Sie sind bisher zusammenfassend noch nicht beschrieben worden und bieten gewiss mannigfaches Interesse.

VIII.

Riechschleimhaut und Riechnerv bei den Wirbeltieren.

Von

J. Disse, Marburg.

II. Untersuchung der Riechschleimhaut unter Anwendung der Methoden von Ehrlich und von Golgi; Jacobson'sches Organ; Riechnerv.

Litteratur:

a) Riechschleimhaut.

1886. 1. Ehrlich, Über die Methylenblaureaktion der lebenden Nervensubstanz. Deutsche med. Wochenschrift, Nr. 4.
1887. 2. Arnstein, Die Methylenblaufärbung als histologische Methode. Anat. Anzeiger, Bd. II.
1889. 3. Grassi und Castronovo, Beitrag zur Kenntnis des Geruchsorgans des Hundes. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 34.
1890. 4. Ramon y Cayal, Origen e terminacion de las fibras nervosas olfatorias. Gaceta sanitaria municipal de Barcelona.
1890. 5. van Gehuchten, Contribution à l'étude de la muqueuse olfactive chez les mammifères. la Cellule, Tome VI.
1892. 6. von Brunn, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der menschlichen Nasenhöhle. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 39.
7. Retzius, Die Endigungsweise des Riechnerven. Biologische Untersuchungen, neue Folge, Bd. 3.
8. Derselbe, Zur Kenntnis der Nervenendigungen in der Riechschleimhaut. Biolog. Untersuchungen, neue Folge, Bd. 4.
1894. 9. Derselbe, Die Riechzellen der Ophidier in der Riechschleimhaut und im Jacobson'schen Organ. Biologische Untersuchungen, neue Folge, Bd. VI.

1900. 10. Schiefferdecker, Histologie der Schleimhaut der Nase und ihrer Nebenhöhlen. Heymanns Handbuch der Laryngologie und Rhinologie, Bd. 3.
 1901. 11. Jagodowski, Zur Frage nach der Endigung des Geruchsnerven bei den Knochenfischen. Anat. Anzeiger, Bd. 19.

b) Jacobsonsches Organ.

1861. 12. Balogh, Über das Jacobsonsche Organ des Schafes. Wiener Sitzungsberichte, math.-naturw. Klasse, Bd. 42.
 1872. 13. Leydig, Zur Kenntnis der Sinnesorgane der Schlangen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 8.
 1881. 14. Klein, E., Contribution to the minute Anatomy of the nasal mucous membrane. Quarterly Journal of microscopical Science. Vol. 21. 1881. (January.)
 , 15. Derselbe, A further Contribution to the minute Anatomy of the Organ of Jacobson in the Guinea-pig. Ebenda, Vol. 21. (April.)
 , 16. Derselbe, The organ of Jacobson in the rabbit. Ebenda, Vol. 21. (October.)
 1882. 17. Derselbe, The organ of Jacobson in the dog. Ebenda, Vol. 22. (July.)
 1883. 18. Born, Die Nasenhöhle und der Thränen-Nasengang der amnioten Wirbeltiere. Morpholog. Jahrbuch, Bd. 8.
 1892. 19. v. Lenhossék, Die Nervenursprünge und Endigungen im Jacobsonschen Organ. Anat. Anzeiger, Bd. 7.
 , 20. v. Brunn, Die Endigung der Olfactoriusfasern im Jacobsonschen Organe des Schafes. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 39.
 , 21. Merkel, F., Jacobsonsches Organ und Papilla palatina beim Menschen. Anatom. Hefte, Bd. 1.
 1894. 22. Retzius, G., Die Riechzellen der Ophidier in der Riechschleimhaut und im Jacobsonschen Organ. Biolog. Untersuchungen, Bd. VI. (Vgl. Nr. 9 des Verzeichnisses.)
 1899. 23. v. Mihalcovics, Nasenhöhle und Jacobsonsches Organ. Anatom. Hefte, Bd. 11.

c) Riechnerv.

1847. 24. Todd-Bowman, Physiological Anatomy. Vol. II.
 1854. 25. v. Koelliker, Mikroskopische Anatomie, Bd. II.
 1857. 26. Leydig, Histologie.
 , 27. Schultze, Max, Über die Endigungsweise des Geruchsnerven und die Epithelialgebilde der Nasenschleimhaut. Sitzungsbericht der Berliner Akademie vom 3. Novbr. 1856.
 1862. 28. Derselbe, Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut, namentlich die Struktur und Endigungsweise des Geruchsnerven bei dem Menschen und den Wirbeltieren. Abhandl. d. naturforsch. Gesellschaft zu Halle, Bd. VII.
 1866. 29. v. Koelliker, Gewebelehre. 5. Aufl.
 1878. 30. Milnes Marshall, The Development of the cranial nerves in the chick. Quarterly Journal of microscopical Science, Vol. 18.
 1879. 31. Derselbe, Morphology of the vertebrate olfactory organ. Ebenda, Vol. 19.
 1889. 32. His, Über die Entwicklung des Riechlappens und des Riechganglions und über diejenige des verlängerten Marks. Verhandl. d. anat. Gesellschaft 1889.
 1890. 33. Derselbe, Die Formentwicklung des menschlichen Vorderhirns. Abhandl. d. math.-phys. Klasse der Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaften, Bd. XV.
 1890. 34. v. Koelliker, Über die erste Entwicklung der Nervi olfactorii. Verhandl. d. physikalisch-med. Ges. zu Würzburg, Sitz. vom 6. Juli.
 1891. 35. Chiarugi, Observations sur les premières phases du développement des nerfs encéphaliques chez les mammifères et, en particulier, sur la formation du nerf olfactif. Archives Italiennes de Biologie, Vol. 15.

1896. 36. v. Koelliker, Gewebelehre. 6. Aufl.
 , 37. Disse, Über die erste Entwicklung des Riechnerven. Marburger Sitzungsberichte. Oktober.
1897. 38. Derselbe, Die erste Entwicklung des Riechnerven. Anat. Hefte, Bd. IX. (Festschrift für F. Merkel.)
1901. 39. Derselbe, On the early development of the olfactory nerve. Proceedings of the Anatomical Society of Great Britain and Ireland. The Journal of Anatomy and Physiology. 1901.
Eine Anzahl von Arbeiten ist ausserdem im Text citiert.

Im Jahre 1886 machte Ehrlich (1) die Entdeckung, dass man durch Einbringen einer Lösung von Methylenblau in den Kreislauf die Nerven am lebenden Tier färben kann. Der Farbstoff „besitzt eine ausserordentliche Verwandtschaft zu den feinsten Verzweigungen des Achsencylinders“; er zeigt „die Endapparate in ihren vollkommen natürlichen Verhältnissen“ und stellt „Nervenendigungen dar, die auf anderem Wege nicht erhältlich sind.“ Beim Frosch liessen sich auch in der Riechschleimhaut die Nerven mit Methylenblau färben; die Riechzellen wurden intensiv blau und es zeigte sich, dass ihre centralen Fortsätze „allmählich und ohne scharfe Grenze in eine variköse Nervenfibrille“ übergehen. So konnte der Zusammenhang der Riechzellen mit den Olfactoriusfasern ohne Mühe an gefärbten Präparaten festgestellt werden. Arnstein (2) lieferte alsbald am gleichen Objekt und mit der gleichen Methode eine Bestätigung der Befunde von Ehrlich. „Die Riechzellen färben sich sehr leicht und intensiv. Man unterscheidet an ihnen einen peripheren, stäbchenförmigen, und einen centralen, fadenförmigen Fortsatz, der kontinuierlich in die subepithelialen Nervenbündel übergeht“. Arnstein verglich die Methylenblaupräparate von Riechzellen mit Isolationspräparaten der gleichen Zellform, die Cisoff nach Färbung der Nerven durch Goldchlorid, Dogiel nach Osmiumbehandlung hergestellt hatten; jede Behandlungsweise ergab als gleiches Resultat den direkten Zusammenhang der Riechzellen mit den Fasern des Riechnerven.

Grassi und Castronovo (3) sind die Ersten gewesen, die zur Untersuchung der Riechschleimhaut sich der Methode von Golgi bedienten, welche eine Untersuchung des Objekts an Schnitten erlaubt. Sie haben einen Vertreter der Säuger, den Hund untersucht. Sie geben an, dass die Klarheit der Präparate unübertrefflich ist, wenn auch die Färbung selten eintritt und auf wenige Elemente sich beschränkt. Nervenfasern und Riechzellen werden schwarz; „Die Schnitte der Riechschleimhaut zeigen die Verbindung des Centralfortsatzes der Riechzellen mit den Nervenfasern.“ Der Verlauf der Nervenzweige zum Epithel

vollzieht sich so, dass feine Fasern zur unteren Grenze des Epithels gelangen und hier in feinste Fäden zerfallen; diese treten zum Teil direkt in das Epithel und verbinden sich mit den centralen Fortsätzen der Riechzellen, zum Teil verlaufen sie erst eine Strecke weit horizontal. Niemals wurden Verbindungen zwischen Nervenfasern und Stützzellen beobachtet.

Sehr merkwürdig ist die Angabe, dass zuweilen zwei Riechzellen durch eine bogenförmige Anastomose ihrer centralen Fortsätze in Zusammenhang treten. Zu leicht ist es möglich, dass eine Kreuzung feinsten Fasern als eine Anastomose erscheint; ob aber eine derartige Kreuzung vorliegt, oder ein wirklicher Zusammenhang, lässt sich nach der gegebenen Abbildung nicht entscheiden.

Die Verfasser entdeckten beim Hunde eine zweite Form von Riechzellen, die sich von den gewöhnlichen, bipolaren Zellen erheblich unterscheiden. In der Region der mittleren Muschel findet sich ein Epithel, „das die Grenze zwischen dem Epithel der Regio olfactoria und dem Epithel der regio respiratoria bildet.“ Es zeichnet sich diese Grenzzone durch hohe, oft leicht gelblich gefärbte Stützzellen aus; zwischen diesen stehen cylindrische Zellen mit einem feinen, varikösen, centralen Fortsatz, der nachweislich in eine Riechnervenfasern übergeht. Es handelt sich also um hohe, kegelförmige Riechzellen, denen ein peripherer Fortsatz fehlt, während der centrale von der Spitze des Kegels abgeht.

Noch ein zweites, wichtiges Ergebnis der Untersuchungen von Grassi und Castronovo ist der Nachweis freier Nervenenden im Epithel der Riechschleimhaut. Das Epithel ist reich an vielfach sich verzweigenden Fäden, die frei zwischen den Epithelzellen endigen; sie kommen aus stärkeren Nervenstämmen, die aus der Propria in das Epithel eintreten, sich hier in horizontal laufende Äste teilen, die zwischen den Riechzellen hinziehen, und meist unter rechtem Winkel nach oben gerichtete Zweige abgeben. Man kann die zu dieser Nervenverästelung gehörenden Fasern durch Verlauf und Verästelungsweise erkennen und von den Olfactoriusfasern unterscheiden. Dennoch lassen die Verfasser es dahingestellt, ob die frei endigenden Nervenzweige nicht etwa doch zum Olfactorius gehören.

Von allen genannten Beobachtern wurden die Riechzellen für besonders geformte Epithelzellen angesehen, die als Endorgane des Riechnerven dienend, als „Sinneszellen“ zu bezeichnen seien. Der Ursprung des Riechnerven wurde noch nicht in den Bereich der Untersuchung gezogen, und die Ausbreitung innerhalb der Riechschleimhaut,

in Übereinstimmung mit der damals allgemein geltenden Anschauung, als das Nervenende aufgefasst. Auch durch die Untersuchungen von Ramon y Cayal (4) erlitt diese Auffassung keine Änderung. Ramon y Cayal giebt an, dass die Fibrillen des Riechnerven innerhalb des Bulbus olfactorius, aus den Glomeruli olfactorii entspringen. Sie endigen also in der Riechschleimhaut und setzen sich in unmittelbare Verbindung mit den bipolaren Zellen des Epithels. Eine jede Olfactoriusfibrille bleibt auf dem Wege vom Bulbus olfactorius bis zu der Zelle, an welcher sie endigt, durchaus selbständig; sie tritt weder mit benachbarten Fibrillen in Verbindung, noch teilt sie sich, sodass sie nur in Zusammenhang mit einer einzigen Riechzelle steht.

Diese Angaben hat van Gehuchten (5) an fast reifen Embryonen von Kaninchen bestätigt gefunden. Er erhielt die Riechzellen und die Olfactoriusfasern in grösserer Zahl gefärbt, wenn er das rasche Verfahren von Golgi anwandte; die Olfactoriusfibrillen beschreibt er als feine, unverästelte Fasern, die keine Varikositäten besitzen; sie liegen in der Submukosa bündelweise beisammen und verlaufen erst im Epithel einzeln. Sie zeigen einen welligen, oft auch einen spiraligen Verlauf; manchmal biegen sie, um an die für sie bestimmte Zelle heranzutreten, plötzlich um.

Die peripheren Fortsätze der Riechzellen gehen unter allmählicher Verjüngung aus dem Zellprotoplasma hervor. Einigemal wurden feine Härchen gefärbt, die, der freien Fläche des peripheren Fortsatzes aufsitzend, in die Nasenhöhle hineinragten.

Auch van Gehuchten ist der Ansicht, dass die Riechzellen besonders geformte Epithelzellen seien; er vergleicht sie den Sinneszellen im Gehörorgan und in den Geschmacksknospen. Indessen stellte er ein Jahr später, auf Grund einer Untersuchung über das Verhalten der Riechnervenfasern im Bulbus olfactorius (van Gehuchten et Martin, le bulbe olfactif chez quelques mammifères, la Cellule, 1891) die Ansicht auf, dass die Riechzellen nervöser Natur seien. Die Untersuchung hatte nämlich ergeben, dass die Riechnervenfasern in den Glomeruli olfactorii frei endigen; der Glomerulus entsteht dadurch, dass sich das vielfach verästelte Ende einer Olfactoriusfaser zwischen die Verästelung eines Dendriten einer Mitralzelle einschiebt, wobei ein Kontakt beider Verzweigungen eintreten kann. Da nun im Bulbus olfactorius die Riechnervenfasern nur endigen, so muss ihr Ursprung anderswo liegen; die einzige Zelle aber, welche mit einer Riechnervenfaser überhaupt in Verbindung tritt, ist die Riechzelle, und diese muss also als die Ursprungszelle der betreffenden Nervenfaser angesehen werden

Diese Auffassung fand kurz darauf den Beifall von G. Retzius (7), welcher den Ursprung und die Endigungsweise der Riechnervenfasern bei fast reifen Mäuse-Embryonen mittelst der Methode von Golgi untersuchte. Er fand, dass die Versilberung die Riechzellen genau in der Form zeigt, die bei Isolierung angetroffen wird; es tritt nur sehr deutlich hervor, dass der centrale Fortsatz nicht nur vom unteren Pol der Zelle entspringt, sondern auch von deren Seitenfläche ausgehen kann. Der centrale Fortsatz der Riechzelle zieht gerade oder in gewundenem Verlauf durch das Epithel hindurch auf die Propria zu; vor dem Eintritt in das Bindegewebe läuft er oft eine Strecke weit horizontal. Innerhalb der Propria vereinigen sich die Fortsätze der Riechzellen zu Bündeln, die auf die Siebplatte zu verlaufen und, durch eine ihrer Öffnungen in die Schädelhöhle gelangend, in den Bulbus olfactorius eintreten.

Jeder centrale Riechzellenfortsatz wird also zu einer Olfactoriusfaser; er ist in seinem ganzen Verlauf sehr fein und teilt sich zwischen Riechschleimhaut und Bulbus olfactorius nicht. Innerhalb des Riechkolbens glaubt Retzius Zweiteilungen der Nervenfasern gesehen zu haben. Die eigentliche Endverzweigung der Fasern beginnt im Glomerulus olfactorius. Jede Faser zerfällt durch eine Reihe dichotomischer Teilungen in ein Büschel feiner, nicht anastomosierender Endäste, die in leicht gewundenem Verlauf den Glomerulus durchziehen. Zwischen dieses Endbüschel drängt sich das in gleicher Weise aufgesplitterte Ende des peripher gerichteten Dendriten einer Mitralzelle ein.

„In diesen Endverzweigungen der Olfactoriusfasern in den Glomerulis liegen also die centralen Endigungen dieser Fasern, d. h. der centralen Riechzellenfortsätze vor.“

Retzius machte die Beobachtung, dass zwei oder mehrere Olfactoriusfasern in einen Glomerulus eintreten können. Dadurch werden also die Eindrücke mehrerer Riechzellen auf eine Mitralzelle übertragen.

Wie van Gehuchten angiebt (*Anatomie du système nerveux* 3. Édition, Tome II, 1900), ist es bei Nagern die Regel, dass jede Mitralzelle einen einzigen Dendriten zu einem Glomerulus sendet, während 8—10 Riechzellen in den Glomerulus eintreten; beim Hund dagegen gehen die Dendriten mehrerer Mitralzellen in einen Glomerulus hinein, und ebenso treten die centralen Fortsätze einer Gruppe von Riechzellen von der Peripherie her zum Glomerulus. Hier werden also die von der Peripherie kommenden Erregungen innerhalb jedes Glomerulus auf eine Gruppe von Mitralzellen übertragen. Bei Vögeln besitzt eine Mitralzelle bis zu 20 Dendriten, von denen jeder sich zu einem Glomerulus biegt; in den Glomerulus gelangen die centralen Fortsätze von 2—4

Riechzellen. Auf 60—80 periphere Neurone würde demnach nur ein centrales kommen, repräsentiert durch eine Mitralzelle, ihre von den Glomerulis kommenden Dendriten und den einfachen in den Tractus olfactorius ziehenden Achsencylinderfortsatz.

Auch über die Stützzellen des Riechepithels macht Retzius einige Angaben. Der Kern liegt ziemlich nahe der freien Fläche des Epithels; unterhalb des Kernes zeigt das Protoplasma der Stützzelle Eindrücke, die von den Leibern der Riechzellen herrühren, und es gehen ausserdem von den Stützzellen Fortsätze zwischen die Riechzellen hinein. Das Basalende der Stützzelle zerfällt in „zwei, drei oder mehr verhältnismässig dicke Fortsätze“, die der Propria aufsitzen.

Den Untersuchungen der Riechschleimhaut an Säugern schlossen sich Beobachtungen am Menschen an; v. Brunn (6) war in der glücklichen Lage, eine menschliche Riechschleimhaut nach der Methode von Golgi imprägnieren zu können. Er „vermochte nicht nur den Zusammenhang der centralen Riechzellenfortsätze mit subepithelial gelegenen Nervenfädchen zu erkennen, sondern auch letztere bis zu den Nervenästen zu verfolgen, wo sie sich an andere gleichfalls gefärbte Fädchen von durchaus derselben Beschaffenheit anlagerten“. Alle Olfactoriusfasern fand v. Brunn ungeteilt; frei endigende Riechnervenfasern konnte er nicht auffinden. Dagegen traf er „an den Grenzen des Riechepithels gegen das Flimmerepithel“ Nervenfasern an, „die aus der Schleimhaut in das Epithel aufstiegen und in ihm bis gegen die Oberfläche hinaufgingen, ohne mit einer Zelle in Verbindung zu treten“; diese frei endigenden Nervenfasern, die dicker als die Olfactoriusfibrillen sind, hält v. Brunn für Trigeminafasern. Seine Beobachtung reiht sich an die von Grassi und Castronovo an; auch Referent konnte sich an Präparaten des Herrn Kollegen Kallius damals überzeugen, dass in der Regio olfactoria des Kalbes im Epithel sich verästelte Nervenfasern finden, die frei endigen (Ergebnisse, Bd. II. pag. 392). Auch Retzius (8) beobachtete freie, intraepitheliale Nervenenden innerhalb der Regio olfactoria, bei Säugern (Maus) und bei Amphibien (Rana). Gegenüber v. Brunn hebt Retzius hervor, dass die frei endigenden Fasern nicht dicker sind als die Fasern des Riechnerven; das unterscheidende Merkmal liegt darin, dass die frei endigenden Nervenzweige sich bei der Maus teilen, was die Olfactoriusfasern nicht thun. Die genannten Fasern erreichen nahezu die Oberfläche des Epithels und endigen mit einem Knöpfchen; öfters biegen sie aber auch nahe der Oberfläche um und laufen eine Strecke weit rückwärts, auf die Propria zu, bevor sie endigen. Beim Frosch

teilen sich die frei endigenden Fasern nicht; hingegen ist deutlich wahrnehmbar, dass sie kurz vor dem Ende umbiegen.

Das Riechepithel bei Fischen, Amphibien und Reptilien ist vermittelst der Golgischen Methode von Retzius (8, 9) und von Jagodowski (11) untersucht worden. Retzius schildert die Verhältnisse bei *Myxine glutinosa*, *Esox*, *Anguilla*, *Gasterosteus*, sowie bei der Larve von *Salamandra maculosa* und Embryonen von *Tropidonotus*; Jagodowski hat hauptsächlich das Riechorgan von *Esox lucius* studiert. Bei *Myxine* konnten nicht nur die früher erreichten Resultate bestätigt werden (vgl. den ersten Teil des Berichtes, Ergebnisse Bd. 10. pag. 520), sondern es war auch möglich, die centralen Fortsätze der Riechzellen auf weite Strecken zu verfolgen und sich zu überzeugen, dass sie in die Bündel des Riechnerven eintreten. Bei der Untersuchung der Teleostier handelt es sich auch um eine Prüfung der Angaben und Folgerungen von Blaue (Teil I des Berichtes, pag. 521—523). Zuerst bemerkt Retzius, dass die Riechzellen keineswegs in knospenartigen Bildungen beisammenstehen, sondern dass sie im Grunde von Einsenkungen des Epithels liegen. Die Riechzellen selbst besitzen verschiedene Formen; ein Teil ist bipolar, mit einem breiteren peripheren und einem sehr feinen centralen Fortsatze. Ein anderer Teil, der besonders bei *Anguilla* und *Gasterosteus* vorkommt, hat eine Birnform; der periphere Fortsatz fehlt, und der dickere Pol der Zelle ist der Oberfläche des Epithels zugewendet, während der centrale Fortsatz vom verjüngten Pol abgeht. Die centralen Fortsätze der Riechzellen treten bei den Knochenfischen, auch bei *Salamandra*, wie überall, zu den Bündeln des Riechnerven zusammen.

Das Verhältnis der Riechzellen zu den Nervenfasern ist nun ein ganz anderes, als das Verhältnis der Sinneszellen in den Epithelknospen. In diesen ist das Nervenende ein freies; es findet höchstens ein Kontakt der Nervenenden mit den Sinneszellen statt. Würden also Epithelknospen zur Bildung einer Riechschleimhaut zusammentreten, so müssten hier gleichfalls die Nervenenden nur in Berührung mit den Riechzellen stehen. Ein organischer Zusammenhang wäre ausgeschlossen. Die Sinneszellen in den Knospen sind eben nichts anderes als modifizierte Epithelzellen; die Riechzellen sind dagegen Nervenzellen und durchaus von Epithelzellen verschieden. Deshalb erachtet Retzius die Theorie von Blaue, nach der sich die Riechschleimhaut durch Zusammentreten von Epithelknospen gebildet habe, für durchaus irrig; man kann diesem Urteil nur beipflichten.

Über die Riechzellen der Fische macht Jagodowski noch folgende Angaben. Wie schon Dogiel (Bericht I. Teil pag. 520) gefunden hatte, lassen sich die Riechzellen dieser Klasse ihrer Form nach in drei Kategorien bringen: 1. Spindelförmige Riechzellen, wie sie bei den Amnioten fast ausschliesslich vorhanden sind; 2. Riechstäbchen; 3. Riechzapfen. Die Riechstäbchen sind daran kenntlich, dass der periphere Fortsatz „in seiner ganzen Ausdehnung fast ebenso dick ist wie der Zellenleib.“ Die Riechzapfen „besitzen überhaupt keinen peripheren Fortsatz; sie stellen kleine, kurze, an der Peripherie des Riechepithels gelegene Zellen dar, welche je einen centralen Fortsatz entsenden“. Die centralen Fortsätze dieser drei Zellformen verhalten sich gleich; sie treten schon in dem Epithel zu Stämmchen zusammen und in der Propria entstehen die Nervenzweige durch Vereinigung derartiger Stämmchen. Auch freie Nervenenden kommen in der Riechschleimhaut von *Esox* vor. Einzelne Nervenfasern durchsetzen ungeteilt die ganze Dicke des Epithels und endigen an der Oberfläche.

Neu ist die Beobachtung von Jagodowski, dass den Riechzellen des Hechtes lange, feine Fäden aufsitzen. Es sind Geisseln, deren Länge oft das Doppelte der Länge einer Riechzelle beträgt; sie gehen aus dem peripheren Fortsatz der Zelle durch allmähliche Verjüngung hervor. Durch ihre Feinheit, sowie durch das Vorkommen von Varikositäten erinnern diese Geisseln an Nervenfasern; man findet sie in dem Schleim, der die Falten ausfüllt, in deren Grunde das Riechepithel liegt. Durch das Verfahren von Golgi werden die Geisseln schwarz gefärbt; in Osmium erhalten sie sich gleichfalls. Die Art ihrer Endigung konnte nicht festgestellt werden.

Bisher ist Retzius (9) der einzige, der das Riechorgan eines Reptils mit der Golgi-Methode untersucht hat; wir geben darum hier einen Auszug aus der Beschreibung, die er von der Riechschleimhaut 100 bis 130 cm langer Embryonen von *Tropidonotus* liefert. Die eigentliche Riechschleimhaut ist bei den Reptilien nicht anders gebaut als bei den übrigen Wirbeltierklassen; zwischen epitheliale Stützzellen sind Riechzellen eingelagert. Der kernführende Zellenleib der Riechzellen liegt bald nahe der unteren Grenze des Epithels, bald näher der freien Oberfläche; infolgedessen ist die Länge des peripheren Fortsatzes der Riechzelle eine wechselnde. Der centrale Fortsatz, stets fein und unverästelt, tritt nach längerem, geradem oder gewundenem Verlauf in die bindegewebige Unterlage des Riechepithels und tritt in ein Bündel des Riechnerven hinein. Der dickere, periphere Fortsatz verläuft gerade bis zur Oberfläche des Epithels und trägt auf seiner freien Fläche „ein

feines Büschel kleiner und kurzer Fortsätze — die Riechhärchen von Max Schultze“. Ihre Anzahl beträgt 2—5. Diese Härchen sind immer kurz, verlaufen oft etwas gebogen und „endigen nicht selten mit einem Knötchen.“ Sie entsprechen wohl den letzten verästelten Enden eines peripherischen Nervenfortsatzes von der Bedeutung eines Dendriten.

Wir verdanken der Methylenblau-Färbung der Riechschleimhaut und der Silber-Imprägnation der Riechzellen nicht nur den mühelosen Nachweis, dass jede Riechzelle mit einer Nervenfasern organisch zusammenhängt: die Verwendung der besseren Technik, besonders des Verfahrens von Golgi, hat auch ermöglicht, das wirkliche Ende der Olfactoriusfasern zu demonstrieren und hat dadurch eine Reform unserer prinzipiellen Anschauungen, den Riechnerven betreffend, angebahnt. Der Riechnerv hängt in keiner Weise mit Zellen zusammen, die innerhalb des Bulbus olfactorius liegen; die einzige Zelle, die mit einer Riechnervenfasern in direkter Verbindung steht, ist die Riechzelle. Dann kann die Riechzelle keine Epithelzelle sein; sie muss die Bedeutung einer Ganglienzelle besitzen. So lautet die Folgerung, die van Gehuchten und Retzius aus ihren Befunden gezogen haben; der Riechnerv entspringt also an der Peripherie und endigt im Centralorgan.

An diese wichtigste Erweiterung unserer Gesamtauffassung vom Riechorgan reihen sich zwei Resultate an, die Einzelheiten betreffen. Erstens besteht eine bestimmte Polymorphie der Riechzellen, dadurch bedingt, dass der periphere Fortsatz sich gegen den Zellkörper nicht absetzt, dass er also fehlt. Derartige Riechzellen mit nur einem, dem centralen, Fortsatz sind cylindrisch, kegelförmig oder auch birnförmig; sie kommen regelmässig bei Knochenfischen vor, finden sich aber auch bei Säugern, z. B. beim Hund (Grassi und Castronovo, 3). Wir werden nicht fehl gehen, wenn wir als Ursache dieser Polymorphie die Formveränderungen ansehen, die die Riechzelle während ihrer Entwicklung durchmacht; in dem Abschnitt über die Entwicklung des Riechnerven soll dieser Satz näher begründet werden. Zweitens hat sich herausgestellt, dass in der Riechschleimhaut freie Nervenendigungen vorkommen, dass also die Riechzellen nicht die einzigen Elemente sind, die Reize aufnehmen. Indessen ist zweifelhaft geblieben, zu welchen Nerven die frei endigenden Fasern gehören, ob zum Trigemini oder zum Olfactorius. Da ein Teil der Beobachter Theilungen an den frei endigenden Fasern sah, ein anderer Theil aber angiebt, dass die Fasern unverästelt sind, da ferner am N. olfactorius die Verästelung

der Fasern nicht gesehen wurde, während am Trigeminus die Verästelung die Regel ist, so bleibt möglich, dass sowohl Olfactorius- als auch Trigeminusfasern frei in der Riechschleimhaut endigen. Als Stütze dieser Vermutung können Befunde angeführt werden, die bei der Entwicklung des Riechnerven der Vögel erhoben sind; wir werden später darauf zurückkommen.

Das Jacobsonsche Organ.

Das Jacobsonsche Organ soll in diesem Berichte nur insofern behandelt werden, als es Beziehungen zum Riechnerven hat. Es würde zu weit führen, wenn hier die gesamten morphologischen Verhältnisse dieses Nebenraumes der Nasenhöhle, seine Verbreitung, sein Bau und seine Entwicklung dargestellt werden sollten. Deshalb beschränkt sich die folgende Darstellung auf die histologischen Verhältnisse des Riechepithels, das sich im Jacobsonschen Organ vorfindet; die Morphologie wird nur soweit besprochen, als es im Interesse eines leichten Verständnisses der anzuführenden Thatsachen nötig erscheint. Das Litteraturverzeichnis enthält nur solche Abhandlungen, welche eingehende histologische Darstellungen geben; der Leser findet eine ausführliche Bearbeitung der gesamten Verhältnisse des Jacobsonschen Organs in der Arbeit von Mihalcovics (23). Die wichtigsten Daten über das Jacobsonsche Organ giebt v. Mihalcovics (23) in folgenden Sätzen: „Unter Jacobsonischem Organ versteht man einen in der Pars respiratoria der Nasenhöhle, in der Nasenscheidewand unten und vorn gelegenen Sinnesepithelbezirk, der in vollkommener Form als ein Schlauch oder Sack mit enger Mündung, in weniger vollkommener Form als blosse Einbuchtung oder trichterförmige Vertiefung der Schleimhaut erscheint. Letzteres ist der Fall bei manchen Amphibien und Krokodilen, ersteres bei Säugetieren und Sauriern. Auch bei Affen und Menschen ist der Schlauch vorhanden, bei letzterem aber nicht immer; nur enthält er kein spezifisches Sinnesepithel, sondern mehrschichtiges, schlankes Cylinderepithel, das Ähnlichkeit mit verkümmerten Riechzellen hat. Da ausserdem kein Sinnesnerv zum Schlauch geht, ist das Organ zu den rudimentären Organen zu zählen. Bei Vögeln ist an Stelle des Jacobsonschen Schlauches ein Epithelgang vorhanden, der die Ausmündung einer, an der lateralen Wand der Nasenhöhle gelegenen Drüse ist; jener Schlauch ist, seiner Lage und Struktur nach, als modifizierter Jacobsonscher Gang zu betrachten, der in den Dienst einer Drüse

getreten ist. Fische besitzen überhaupt kein Jacobson'sches Organ, die phylogenetische Entwicklung beginnt erst bei den Amphibien“.

Für das Organ ist charakteristisch, dass in ihm ein Sinnesepithelbezirk liegt, der Riechzellen enthält. Bei denjenigen Arten, bei denen das Organ noch funktioniert, tritt ein Ast des Riechnerven an das Sinnesepithel heran; wo aber das Organ rudimentär wird, verkümmern die Riechzellen und der Nervenzweig verschwindet.

Bei urodelen Amphibien kommt, wie Seydel (*Morpholog. Jahrbuch*, Bd. 25) fand, noch ein weiterer Sinnesepithelbezirk in dem blinden Ende der Anlage der Kieferhöhle vor; er enthält ebenfalls Riechzellen und man erkennt, dass schwache Nervenzweige von ihm zum n. olfactorius hinziehen.

Die erste Angabe über das histologische Verhalten des Jacobson'schen Organs findet sich bei Leydig (*Histologie*, 1857).

Er fand beim Schaf das Organ vor als ein Rohr mit engem Lumen; der Überzug der Schleimhaut war ein flimmerndes Cylinderepithel. An die mediale Wandung traten marklose Nervenfasern heran; die laterale und untere Wand wurde von markhaltigen Stämmchen versorgt. Einige Jahre später zeigte Balogh (12), dass zwischen den flimmernden Zellen andere Elemente liegen. Es sind „nervöse Endapparate, Riechstäbchen, welche mit jenen der regio olfactoria vollkommen übereinstimmen, und an ihrer Endfläche, wie diese, zwei spitze Körperchen (Riechhärchen) tragen“. Nur findet Balogh die „Riechstäbchen“ in der regio olfactoria etwas grösser, als im Jacobson'schen Organ. Die Schleimhaut des Organs ist reich an marklosen Olfactoriusfasern; mit diesen hängen die Riechstäbchen „durch ihre Fortsätze, welche spindelförmige, kernhaltige Anschwellungen zeigen“, zusammen. Demnach wären die Riechstäbchen die eigentlichen, peripheren Endorgane der Riechnervenfasern. Es wäre aber zwischen dieses Endorgan und die Nervenfaser eine spindelförmige Zelle eingeschoben.

Komplizierter schien der Bau des Jacobson'schen Organs bei Reptilien zu sein; das Epithel liess sich hier nicht, wie bei den Säugern einfach auf den Bau des Riechepithels zurückführen. Leydig (13) findet als Grundlage des gesamten Organs bei Schlangen eine hohlkugelähnliche Ausbreitung des zutretenden Olfactoriuszweiges; die Hohlkugel, nach vorn offen, besteht 1. „aus einem Fasersystem, 2. aus dazwischen gelegenen zelligen Elementen, 3. aus einem nach Innen abschliessenden Epithel“.

Die Fasern verlaufen in gleichen Abständen voneinander und durchsetzen die Wand der Hohlkugel in der Richtung von Radien; in-

dem sie sich aber auch miteinander durch seitlich abgehende Zweige verbinden, entsteht, als äussere Schicht der Hohlkugel, ein Fachwerk. Zwischen den Balken desselben liegen säulenförmig angeordnete Zellenstränge, die also gleichfalls radiär angeordnet sind.

Die Fasern sind anscheinend teils nervöser, teils bindegewebiger Natur; ebenso kann man noch in den Zellensträngen zweierlei Zellformen unterscheiden, nervöse und bindegewebige.

Diese Unterlage wird nun von einem Cylinderepithel überzogen, das sich keineswegs scharf nach unten hin abgrenzen lässt. Die feinen einwärts gehenden Enden der Cylinderzellen scheinen mit den nervösen Fasern des Balkennervs zusammenzuhängen, und sind, wie die Fasern selbst, sehr leicht zerstörbar.

Die innere Zone des Epithels ist kernfrei und erscheint hell; dann kommt die Kernzone, in der die Kerne mehrere Reihen bilden, und an diese schliesst sich die Unterlage des Epithels an, die aus Zellsträngen und Fasern gemischt erscheint; die Schichtung erinnert weniger an die Riechschleimhaut, als vielmehr an die Körnerschicht der Retina.

Nach dieser Schilderung musste man annehmen, das Jacobson'sche Organ der Reptilien stehe hinsichtlich seines Baues ganz eigenartig da; es erinnerte wohl an ein Sinnesorgan, aber nicht an eines vom Bau des Riechorgans. Aber Leydig spricht aus, dass das Organ wohl sicher ein accessorisches Geruchsorgan darstelle.

v. Mihalcovics (23), der lange Jahre nach Leydig das Jacobson'sche Organ der Reptilien an Schnitten untersuchte und zur Härtung Zenkersche Lösung, auch Osmiumsäure benutzte, kam nicht wesentlich über die Resultate von Leydig hinaus. Er giebt an, dass die dorsale Wand des Organs, die dicker ist als die ventrale, in zwei Schichten zerfällt, eine dickere äussere, die gestreift erscheint und viele Kerne aufweist, und eine dünnere Innenschicht, die dem Lumen zunächst kernfrei ist, hier feinstreifig erscheint, und in der Tiefe 2—3 Reihen ovaler Kerne enthält. Die innere Lage gleicht einem Epithel, die äussere einer darunter gelegenen Drüsenschicht. Es erklärt nun der Verf. die innere Schicht für ein Riechepithel; es soll nur aus Riechzellen bestehen, deren Kerne 2—3 Reihen bilden.

Die äussere Lage besteht aus Zellsträngen und bindegewebigen, zwischen die Stränge eingeschobenen Scheidewänden, in denen Kapillaren nachzuweisen sind. Diese Gefässe reichen bis an die untere Grenze des Riechepithels und bilden hier ein horizontal ausgebreitetes, deutliches Netz. Die Zellstränge selbst sind solide, 200—220 μ lang, 80—90 μ breit, 4—6 Zellen im Durchmesser haltend; die Zellen besitzen einen

grossen kugeligen Kern, wenig Protoplasma und gleichen den Körnern der Retina. Es könnten protoplasmaarme Nervenzellen sein; nach oben hin hängen die Zellstränge mit dem Epithel zusammen. v. Mihalcovics neigt sich der Ansicht zu, es liege in diesen Strängen ein subepitheliales Ganglion vor, das dem von His (1889) beim Menschen beschriebenen „Ganglion olfactorii“ gleichzusetzen sei. Nur findet er die Zahl der Ganglienzellen im Verhältnis zu der der Riechzellen zu beträchtlich.

Born (18) dagegen erklärte die Zellenstränge unterhalb des Epithels für Drüsen, und zwar auf Grund ihrer Entwicklung. Denn „schon ehe die Verlegung der Choanenspalte beginnt, verändert sich die bisher glatte Grenze des zu dieser Zeit sehr hoch geschichteten Riechepithels an der Grenze des Jacobsonschen Organs. Das Epithel treibt dicht nebeneinander stehende, zuerst rundliche Zellknospen in das Bindegewebe hinein; dieselben verlängern sich allmählich und sind schon vor Schluss des Eilebens zu birnförmigen Schläuchen ausgewachsen, die aber, im Gegensatz zum Erwachsenen, noch durch breitere Bindegewebszüge getrennt sind.“ In den „Drüsenschläuchen“ fand sich fast niemals ein Lumen vor; der Schlauch bestand aus einem mehrfach geschichteten Epithel.

Es muss betont werden, dass weder Leydig noch v. Mihalcovics den Nachweis geführt haben, dass wirklich im Epithel des Jacobsonschen Organs der Schlangen Riechzellen vorkommen; dazu reichen Schnittpräparate nicht aus, es hätten Isolationspräparate gemacht werden müssen. Die Beobachtung von Born über das Herauswachsen der Zellenstränge aus dem Epithel ist, wie wir jetzt beurteilen können, sehr wichtig; im Jahre 1883 dagegen konnte sie nicht richtig gedeutet werden und ist auch irrig ausgelegt worden. Während nun aber Leydig und Born noch nicht über das Verfahren verfügten, das allein Aufschluss über die Struktur des Jacobsonschen Organs geben kann — die Methode von Golgi — so wäre v. Mihalcovics imstande gewesen dieses Verfahren anzuwenden; dass er es nicht verwendet hat, ist um so weniger verständlich, als schon Retzius (22) mit vollständigem Erfolg das Jacobsonsche Organ der Ophidier mittelst der Golgi-Methode untersucht hatte. Die Punkte, über die v. Mihalcovics nicht ins Klare kommen konnte, weil er sich einer veralteten Technik bediente, waren durch Retzius schon völlig ergründet. Die Zellsäulen bestehen, wie an Embryonen von *Tropidonotus* gefunden wurde, aus Stützzellen und aus Riechzellen; die Stützzellen sind sehr lang, reichen von der freien Fläche des Epithels bis auf die Propria und gleichen den Ependymzellen in Hirn und Rückenmark. Die Riech-

zellen sind bipolar, mit rundlichem Körper und einem peripheren sowie einem centralen Fortsatz. Die Körper liegen in vielen Schichten übereinander; beiderlei Fortsätze sind sehr lang und bilden die von Leydig gesehenen Fasern. Da die Riechzellen nur in den tieferen Schichten des Epithels liegen, bleibt eine Oberflächen-Zone, in der nur Stützzellen vertreten sind, zwischen denen die peripheren Fortsätze der Riechzellen liegen. Diese oberflächliche Zone ist von Leydig und v. Mihalcovics für das gesamte Epithel gehalten worden, und die Zellenstränge, die die wesentlichen Elemente des Epithels enthalten, wurden zur Propria gerechnet. Es hat sich also herausgestellt, dass das Epithel des Jacobson'schen Organs bei Reptilien ungleich dick ist; in die tiefe Lage dringen von der Propria aus bindegewebige Septa ein, die Gefäße führen, und Fächer bilden, in denen die epithelialen Elemente der tiefen Schichte zu Säulen geordnet liegen.

Nach Untersuchungen an Embryonen von *Lacerta* kann ich angeben, dass auch bei den Sauriern das Jacobson'sche Organ genau so gebaut ist, wie bei den Schlangen. Meine mit der Golgi-Methode gewonnenen Präparate entsprechen durchaus den Abbildungen von Retzius.

Die vorher erwähnte Beobachtung von Born, dass die „Zellenstränge“ aus dem Riechepithel herauswachsen, kann nur erklärt werden auf Grund der Untersuchungen, die über die Entwicklung des Riechnerven beim Hühnchen von mir angestellt sind. Ich werde im Abschnitt über den Riechnerven auf diesen Punkt zurückkommen.

Das Jacobson'sche Organ der Säuger ist nach Balogh mehrfach untersucht worden; sein Verhalten im allgemeinen schildert v. Mihalcovics (23) für verschiedene Ordnungen, wie folgt. Das Organ ist entweder, wie beim Maulwurf, drehrund, oder wie bei Nagern, Huftieren, Fleischfressern im Querschnitt halbmondförmig. Die mediale Wand besitzt ein hohes Epithel und springt konvex in das Lumen vor; die laterale Wand, mit niedrigerem Epithel bekleidet, erscheint konkav. Beim Maulwurf besteht das Epithel im ganzen Umfange des Ganges aus zweierlei Zellenarten, cylindrischen Stützzellen und bipolaren Riechzellen; bei Maus, Schwein, Kalb, Hund, Katze kommen Riechzellen nur im verdickten Epithel der medialen Wand vor.

Eine genauere histologische Untersuchung des Organs bei Nagern und Raubtieren (Meerschweinchen, Kaninchen, Hund) verdanken wir E. Klein (14–17); überall findet er das höhere „Sinnesepithel“ der medialen Wand aus zwei Zellenarten bestehend, aus Epithelzellen und Sinneszellen.

Die oberflächliche Lage des Epithels wird beim Meerschweinchen, Kaninchen und Hund nur von den Epithelzellen gebildet; die Sinneszellen nehmen die tiefe Schichte des Epithels ein, und liegen hier beim Meerschweinchen und beim Kaninchen in vielen Schichten übereinander, während beim Hund die Sinneszellen nur in einfacher oder doppelter Schicht angeordnet sind. Beim Meerschweinchen ist die Anordnung der Sinneszellen etwas ungleichmässig; an einzelnen Stellen liegen sie sehr dicht beisammen, in 5–12 Lagen, dann trifft man sie auch in Gruppen, die aus 2–5 Zellen bestehen; an den beiden Längsfurchen, die das Sinnesepithel begrenzen, finden sich nur Sinneszellen vor.

Die Epithelzellen sind lauge, schlanke Cylinder, die keinen Wimperbesatz tragen (Hund, Kaninchen), die Sinneszellen sind überall spindelförmig. Sie besitzen zwei Fortsätze, einen breiten, peripheren, der bis zur Oberfläche des Epithels reicht, und einen sehr feinen, centralen Fortsatz, der in die Propria zieht. Beim Meerschweinchen sind die Sinneszellenkörper ungleich gross; es kommen grosse und kleine Formen vor. Sie gleichen den Riechzellen der Regio olfactoria, sind aber etwas plumper.

Die Sinneszellen des Kaninchens vereinigen sich an der unteren Grenze des Epithels zu Strängen, die in Nischen der Propria hineinragen; daher grenzt sich das Epithel nicht scharf gegen die Unterlage ab. Die am tiefsten gelegenen Sinneszellen haben mehr Protoplasma als die höher befindlichen; also sind Grössenunterschiede hier gleichfalls vorhanden.

Für das Kaninchen und den Hund giebt Klein an, dass Sinneszellen mit mehr als einem centralen Fortsatz vorkommen.

Beim Kaninchen und beim Hunde ist das Sinnesepithel des Jacobson'schen Organs sehr reich an blassen, marklosen Nervenfasern, die zum Olfactorius gehören. Die von hintenher kommenden Nervenbündel treten durch die Propria hindurch zum Epithel, und dringen in dasselbe ein, auf diesem Wege bilden sie, unter fortwährender Teilung, ein engmaschiges Nervengeflecht, den subepithelialen Plexus. In den Maschen desselben liegen schon die Stränge von Sinneszellen, welche in die Propria hineingehen; diese Sinneszellen legen sich an die Nervenzweige an, und man hat an Schnittpräparaten den Eindruck, als ob der centrale Fortsatz einer Sinneszelle in den Nervenzweig eintrete und zur Primitiv-Fibrille eines Achsencylinders würde. Auch innerhalb des Epithels liegen die Sinneszellen zwischen den Nervenzweigen, die aus dem subepithelialen Plexus in das Epithel eintreten. Man sieht hier den Übergang der centralen Zellenfortsätze in die Nervenfasern;

sie verhalten sich so, wie Max Schultze für die Riechschleimhaut beschrieben hat.

Beim Kaninchen finden sich innerhalb des Sinnesepithels lymphatische Follikel vor, auch einzelne Lymphzellen werden angetroffen.

Von Brunn (20) ist der erste gewesen, der das Jacobsonsche Organ eines Säugers mit der Chromsilberfärbung untersucht hat; er fand beim Schaf typische Riechzellen vor, deren einfache, centrale Fortsätze in Olfactoriusfasern übergangen, und belegte seine Beobachtung durch eine Abbildung. Fast gleichzeitig hatte v. Lenhossék (19) bei älteren Kaninchenembryonen (30 mm lang) das Riechorgan nach dem Verfahren von Golgi imprägniert; er schildert die Befunde am Jacobsonschen Organ folgendermassen. Wie die Riechschleimhaut enthält auch die Schleimhaut des Jacobsonschen Organs Stützzellen und Riechzellen. Die Länge der Stützzellen entspricht der Dicke des Epithels; an der medialen Wand des Organs sind sie lang, schlank, wie die Radiärfasern der Retina, an der lateralen Wand dagegen erscheinen sie niedriger und plumper. Der Kern hat eine wechselnde Lage, bald näher der freien Fläche, bald näher dem Basalende; dieses Ende selbst ist bald aufgefaser, oder aber einfach, mit einer kegelförmigen Verbreiterung versehen.

Riechzellen finden sich sowohl in dem niedrigen Epithel der lateralen, als im hohen Epithel der medialen Wand vor. Sie sind, wie in der Riechschleimhaut, bipolar; der periphere Fortsatz ist derber als der centrale und endigt in der Ebene der freien Fläche des Epithels oft mit einer unscheinbaren Verdickung. Der centrale Fortsatz ist eine zarte, variköse Nervenfaser; sie zieht wellig durch das Epithel und tritt „ungeteilt und unverästelt“ in der Propria mit den centralen Fortsätzen anderer Riechzellen zu einem Nervenbündel zusammen.

v. Lenhossék machte nun die wichtige Beobachtung, dass auch der Schleimhaut des Jacobsonschen Organs frei endigende Nervenfasern zukommen. Diese durchsetzen das Epithel senkrecht, bleiben unverästelt, und endigen meistens mit einer knopfförmigen Anschwellung. Die „Terminalfasern“ gleichen durchaus den Fasern des N. olfactorius, sie sind ebenso fein und immer unverästelt. Das Endknöpfchen liegt meistens in der Oberflächenebene des Epithels, seltener etwas tiefer: „in einigen Fällen schien es, als ragte über das Knötchen noch ein frei hervorstehendes, minimales Stüftchen hinaus.“

Die Terminalfasern kommen aus den Bündeln des Riechnerven, sie können zu diesem selbst gehören, oder aber Trigemina-

fasern sein, die eine Strecke weit in der Bahn des N. olfactorius verlaufen.

Im ersten Falle müssten die Zellen, aus denen die genannten Fasern entspringen, ausserhalb des Epithels gelegen sein, oder innerhalb der Olfactoriusbündel, es gelang aber nicht, hier Ganglienzellen aufzufinden. Sollten sich hier auch in der Zukunft keine Ganglienzellen nachweisen lassen, so bliebe nur übrig, anzunehmen, dass die Terminalfasern zum Trigeminus gehören.

Beim Menschen ist das Jacobsonsche Organ nur in früher Embryonalzeit vollständig ausgebildet; nach dem 4. Embryonal-Monat beginnt der Riechnervenzweig, der vom Organ herkommt sich zurückzubilden und ist schon im 5. Monat nicht mehr nachzuweisen; gleichzeitig nimmt das Epithel des Organs an Dicke ab. (v. Koelliker, Zur Entwicklung des Auges und des Geruchsorgans menschlicher Embryonen. Festschrift zum Jubiläum der Universität Zürich 1883.) Das Epithel besteht nach Schwund des Nerven, „aus radiär gestellten Cylinderzellen von mittlerer Höhe, die an reifen Föten an manchen Stellen kurze Wimperhaare führen. Es gelingt aber nicht mehr, deutliche Riechzellen zwischen den Cylinderzellen nachzuweisen. v. Mihalcovics (23).

Das Jacobsonsche Organ des erwachsenen Menschen hat F. Merkel (21) untersucht. Es ist repräsentiert durch einen ungleich weiten Gang, der mit einer rinnenförmigen Einsenkung der das Septum überziehenden Schleimhaut beginnt. Die Einsenkung schliesst sich alsbald zum Rohr, das sich zuerst verengert (Isthmus), um sich dann stark zu erweitern. Während der Isthmus von gleichförmigem Cylinderepithel ausgekleidet ist, besitzt der weitere Abschnitt ein an der medialen Wand hohes, an der lateralen niedrigeres Epithel. Das hohe Epithel wird durch eine obere und eine untere Furche begrenzt, in welche Drüsen einmünden. Das hohe Epithel gleicht dem der Regio olfactoria; „zerzupft man aber, dann vermisst man doch die fadenförmigen Sinneszellen gänzlich. Die Schichte besteht aus den Stützzellen, wie sie dort zu finden sind; zwischen ihnen stehen kürzere, spindelförmige Elemente, welche die freie Oberfläche nicht erreichen“. Es könnte sich um verkümmerte Riechzellen handeln. Nerven konnte Merkel nicht auffinden; er sah zahlreiche Kalkkonkremente „von maulbeerartiger oder rundlicher Gestalt“ in das Epithel eingelagert und schliesst daraus, dass das Jacobsonsche Organ beim Erwachsenen nicht mehr funktioniert.

Der Riechnerv.

Todd-Bowman (24) machten die Entdeckung, dass der Riechnerv bei Säugern aus marklosen Fasern besteht. Die Fasern setzen sich zusammen aus einzelnen Bündeln, die eine strukturlose, dem Sarkolemm ähnliche Hülle, und einen fein granulierten Inhalt besitzen. Dieser ist von länglichen Kernen durchsetzt, lässt sich aber nicht in Fasern zerlegen. Nach v. Koellikers (25) Beobachtungen ist jedes Bündel in einzelne feine Röhren zerlegbar; die Wand der Röhren ist strukturlos und bildet, wenn der Inhalt herausgepresst ist, feine Längsfalten; der Inhalt selbst ist „eine zähe, jedoch weiche Masse, die nicht leicht zerbröckelt, nie Tropfen bildet, und aus einer Unzahl gleichgrosser Molekeln mit einer homogenen Verbindungssubstanz besteht“. In diese Masse sind längliche Kerne eingelagert, die in Reihen hintereinander liegen, auch wohl alternierend gestellt sind; sie können auch nebeneinander angeordnet sein. „Von einem centralen Gebilde ist in diesem Inhalt keine Spur, und kann der Mangel einer Achsenfaser mit voller Sicherheit behauptet werden“. Denn auch durch Anwendung von Reagentien gelang es nicht, einen Achsencylinder darzustellen.

Leydig (26) dagegen, der den Geruchsnerven der Wirbeltiere mit den Nerven mancher Wirbellosen, z. B. der Insekten, vergleicht, kommt zu dem Resultat, dass der Inhalt der Nervenröhren feine Fibrillen enthält; sie sind nur schwer darzustellen und nicht überall so deutlich, wie z. B. beim Stör. Die Wand der Röhren bezeichnet Leydig als Neurilemm; dieses enthält ebenfalls Kerne. Ein Teil der Kerne aber gehört sicher zu den Olfactoriusfasern selbst.

Für den fibrillären Bau des N. olfactorius trat zur gleichen Zeit Max Schultze (27) nachdrücklich ein. Er giebt an, dass schon ein frisches Präparat des Riechnerven, im humor aqueus untersucht, den Inhalt der strukturlosen Scheiden längsgestreift zeigt. Nach Erhärtung in Chromsäure kann man diesen Inhalt in feine Fäden zerlegen, die Schultze „Primitivfasern“ nennt; die „Röhren“ v. Koellikers sind Bündel dieser Primitivfasern, die von einer strukturlosen Scheide umgeben sind. Es giebt nun breitere und schmalere Primitivfasern; sie sind nicht untereinander verbunden und sie treten in der Höhe des Epithels auseinander, wenn die strukturlose Hülle verschwindet. Die einzelnen „Primitivfasern“ gleichen ganz den Achsencylindern, aus denen die Hülle des Bulbus olfactorius besteht. Ebenso ist kein Unterschied zu entdecken zwischen den Primitivfasern des Riechnerven und den centralen Fortsätzen der Riechzellen.

Durch eine ausgedehnte Untersuchung an Vertretern der einzelnen Wirbeltierklassen hat Schultze (28) seine Auffassung näher begründet. Der Riechnerv der Knochenfische ist aus Fasern zusammengesetzt, deren Dicke beim Hecht zwischen 0,022 und 0,038 mm schwankt. Jede Faser hat eine zarte, glashelle Umhüllung und einen zähen „feinkörnig gestrichelten“ Inhalt. Die innere Oberfläche der Hülle ist mit Kernen besetzt; der Inhalt jeder Faser lässt sich durch mehrtägliches Verweilen in 0,04% Chromsäurelösung, oder durch längeres Liegen in 0,5% Lösung von Kal. bichrom. in feine Fäden zerspalten. Ausser den Fäden ist noch eine feinkörnige Masse da, von der es schwer zu sagen ist, ob sie den Fasern selbst angehört, oder ob sie zwischen ihnen liegt.

Bei Amphibien (Frosch) zerfallen die marklosen Bündel des Riechnerven gleichfalls in Fasern, deren jede von einer glashellen, kernhaltigen Scheide umgeben wird. Der Inhalt besteht nun nicht, wie bei Knochenfischen, aus einer Anzahl von Fibrillen, sondern aus feinen Fäserchen, deren jedes wieder eine kernhaltige Hülle besitzt. Darum nennt Schultze die Fasern „Primitivbündel“, die feineren Fasern, aus denen sich das Primitivbündel zusammensetzt, nennt er „sekundäre Bündel“. Die „sekundären Bündel“ sind oftmals nur breite Fibrillen, die sich durch den Besitz einer besonderen Hülle auszeichnen; sie würden den hüllenlosen Fäserchen der Teleostier entsprechen.

Bei den Säugetieren sind die isolierbaren Fasern des N. olfactorius „Stränge von 0,05 bis 0,09 mm Dicke, bestehend aus einer kernhaltigen Scheide, welche nach Wasser- oder Essigsäure-Zusatz erst recht deutlich wird, und einem bald mehr feinkörnig, bald mehr faserig erscheinenden Inhalt. . . . Der Inhalt besteht wirklich aus Fasern, welche eine Dicke von ca. 0,003 mm haben, meist gestreckt, oft aber ein wenig geschlängelt nebeneinander verlaufen und die Scheide dicht erfüllen“. Diese Fasern nennt Max Schultze „Primitivfasern“; sie entsprechen den „sekundären Bündeln“ der Amphibien und den feinen Fäden der Knochenfische.

An den dickeren Bündeln von Primitivfasern werden auf Zusatz von Essigsäure zahlreiche Kerne deutlich; man unterscheidet „meist zwei Formen, langgestreckte stäbchenförmige, sehr scharf konturierte, oft wie geschrumpft aussehende, welche der inneren Oberfläche der Scheide dicht anliegen, und andere, blässere, mehr eiförmige, welche in der Tiefe liegen und den Primitivfasern angehören“. Setzt man Natronlauge zu, so hellt sich ein Bündel von Primitivfasern ganz auf; dabei aber werden ganz feine Streifen im Innern des Bündels deutlich, deren

Abstand voneinander der Breite der Primitivfasern entspricht. „Es scheint demnach, dass an der Oberfläche der Primitivfasern etwas zurückbleibt, was der lösenden Kraft des Natron causticum Widerstand leistet. Dass dasselbe eine Scheide der Primitivfasern sei, wird durch Beobachtungen an gehärteten Präparaten sehr wahrscheinlich“. Denn man kann nach Härtung von Nervenbündeln die „Primitivfasern“ an den abgerissenen Enden leicht isolieren und man überzeugt sich, dass die „Primitivfaser“ aus einer homogenen, oder auch streifig-körnigen Masse besteht, die von einer zarten Scheide umgeben wird. Die ovalen Kerne, die durch Essigsäure sichtbar gemacht werden, gehören nach Schultzes Auffassung den Scheiden der „Primitivfasern“ an.

Es würde also die Olfactoriusfaser beim Säuger genau wie beim Amphibium gebaut sein und sich von der des Knochenfisches dadurch unterscheiden, dass die „Primitivfasern“ eine besondere Hülle besitzen, die den Teleostiern fehlt.

An den „Primitivfasern“ sieht nun Schultze noch eine feine Längsstreifung; das deutet auf eine Zusammensetzung der Faser aus Fibrillen hin. Wirklich zerfallen die Primitivfasern an beiden Enden, nämlich beim Eintritt in das Riechepithel und beim Eintritt in den Bulbus olfactorius, in derartige Fibrillen.

Es setzt nun Schultze die „Primitivfasern“ den Achsencylindern gleich; es würde sich nach seiner Anschauung ein Achsencylinder des Riechnerven aus einer bestimmten Anzahl von „Achsensfibrillen“ zusammensetzen und bei seiner Endigung wieder in diese Achsensfibrillen zerfallen.

v. Koelliker (29, 36) hat sich der Darstellung von Max Schultze später angeschlossen. Die „Primitivfasern“ nennt er „Primitivbündel“ und giebt ihre Dicke bei Säugern auf 0,004–0,022 mm an; sie sind aus feinsten Fibrillen zusammengesetzt. Die Fibrillen erscheinen besonders deutlich an Golgischen Präparaten und sind hier fast unmessbar feine, variköse Fädchen. Die Kerne gehören teils der Nervenscheide an, teils liegen sie in deren Innerem neben den Fibrillen. „Seit nachgewiesen ist, dass je eine Olfactoriusfibrille und eine Riechzelle eine anatomische Einheit bilden,“ ist wohl anzunehmen, dass die röhrenförmigen Scheiden der gröberen und feineren Bündel, sowie die Kerne einer Nervenülle angehören und dem Neurilemm vergleichbar sind; die Fibrillen von Max Schultze sind die eigentlichen Achsencylinder des Riechnerven; die „Primitivfasern“ dieses Autors sind Bündel feiner Achsencylinder. Was dem Riechnerven eine eigenartige Stellung verleiht, ist einmal die ausserordentliche Feinheit seiner Achsencylinder (sie messen beim Kalb, nach Im-

prägnierung mit Silberdichromat, höchstens 0,0005 mm), ferner das Vorkommen einer kernhaltigen Zwischensubstanz zwischen den Achsencylindern und endlich die Zusammenfassung einer kleinen Anzahl von Achsencylindern zu Bündeln, durch strukturlose Scheiden bewirkt.

Es ist nicht zu leugnen, dass das Verständnis vom Bau des Riechnerven lange Zeit hindurch durch die Vorstellungen erschwert wurde, die über die Entwicklung des N. olfactorius herrschten. Die Annahme, dass der N. olfactorius im Centralorgan, im Bulbus olfactorius, entspringe und von da aus in die Riechschleimhaut vorwachse, wurde durch die ersten genauen Untersuchungen genügend junger Stadien als unhaltbar erwiesen; sowohl Milnes Marshall (30, 31), als auch His (32, 33), v. Koelliker (34) und Chiarugi (35) gaben an, dass als erste Anlage des Riechnerven ein Zellhaufen auftrete, der zwischen Riechgrube und dem Vorderhirn gelegen ist.

Bei Selachiern, Teleostiern, Vögeln ist nach Marshall die Anlage des Riechnerven schon zu erkennen, bevor der Riechlappen angelegt ist; die Anlage besteht aus einem Haufen rundlicher, oft auch spindelförmiger Zellen. Sehr bald bildet sie eine strangförmige Verbindung zwischen Riechgrube und Vorderhirn; dann erst treten Fasern auf. Bei Scyllium, auch beim Hühnchen nehmen die Fasern hauptsächlich den peripheren Abschnitt der Anlage des Riechnerven ein, der mit der Riechgrube in Verbindung steht; der centrale, dem Hirn anliegende Abschnitt ist hauptsächlich zellig. Es wurde weniger durch Beobachtung festgestellt, als angenommen, dass die Zellen, welche die Vorläufer des Riechnerven sind, aus dem Vorderhirn stammen; somit wäre dann der Ursprung des Riechnerven indirekt auf das Centralorgan zurückzuführen. Wie die Fasern des Nerven sich entwickeln, und ob sie zu den Zellen der ersten Anlage in Beziehung stehen, hat Marshall nicht untersucht.

Einige Jahre später bestätigte Beard (The system of branchial sense-organs and their associated Ganglia in Ichthyopsida. Quarterly Journal of micr.: Science 1885) zwar die Existenz einer zelligen Anlage des Riechnerven bei Selachiern; er fand, dass bei *Torpedo* eine Zellenmasse aus dem Vorderhirn auswächst und auf die Riechgrube gerichtet ist. In diesen Zellen treten aber andere hinzu, die aus dem Epithel der Riechgrube herkommen; dadurch wird die Anlage des Nerven vervollständigt. Die Zellen, aus denen sie besteht, kommen zu einem Teil aus dem Centralorgan, zum anderen aus der Epidermis her; dieser letzte Teil ist Marshall entgangen. Zu dem gleichen Resultat kam für Säuger Chiarugi (35); die rein zellige Anlage des

Riechnerven, die beim Meerschweinchen sehr früh sich zeigt, bevor ein Riechlappen angelegt ist, verbindet bei ihrem ersten Auftreten die Wand des Vorderhirns mit dem Epithel der Riechgrube. Daher ist anzunehmen, dass die Zellen, die die Vorläufer des Riechnerven sind, zum Teil aus dem Hirn, zum Teil aus dem Ektoderm hervorkommen. Aber auf die Frage, wie sich denn aus der zelligen Anlage ein faseriger Nerv entwickle, gaben Beard und Chiarugi keine befriedigende Antwort.

Es fehlte eben noch das Verständnis für die Bedeutung, die eine Zellenmasse für einen Nerven haben kann. Nun hatte His die Entdeckung gemacht, dass alle sensiblen Nerven aus rein zelligen Anlagen entstehen, indem aus jeder Zelle eine Nervenfasern herauswächst. Die betreffende Zelle ist eine Ganglienzelle, zu der der Achsencylinder der Nervenfasern als Fortsatz gehört; die ganze Zellenmasse ist das Ursprungsganglion dieses sensiblen Nerven. Gestützt auf diese weittragende Entdeckung, die für jeden sensiblen Abschnitt eines gemischten Stammes- oder Kopfnerven ein bestimmtes Ursprungsganglion kennen lehrte, suchte His zu entscheiden, ob vielleicht auch der rein sensible Riechnerv ein derartiges Ursprungsganglion besitze. Er fand bei menschlichen Embryonen eine Zellenmasse, die er für das gesuchte Ursprungsganglion des N. olfactorius erklären durfte. Dieses „Ganglion olfactorii“ stellt die erste Anlage des Riechnerven vor; es liegt zwischen Riechgrube und Vorderhirn und erscheint kurz nach seinem ersten Auftreten als eine zellige Verbindung beider Organe. Die Entstehungsweise dieses Ganglions hat His zum erstenmal so genau erkannt, als die damals gebräuchlichen Untersuchungsmethoden erlaubten.

Das Ganglion entsteht durch Auswanderung grosser, runder Zellen aus dem Epithel der Riechgrube; die runden Zellen entstehen durch mitotische Teilung kugliger, zwischen den cylindrischen Elementen des Epithels gelegene Zellen, welche sich in der tiefen Schicht des Epithels anhäufen und später in das Mesoderm einwandern. Hier treten sie zu dunkeln, netzförmig verbundenen Strängen zusammen, „die mit der Annäherung an das Gehirn zu einem Hauptstamm sich vereinigen“. Die Entstehungsweise der runden Zellen ist die gleiche, die His früher bei den Neuroblasten in den nervösen Centralorganen gefunden hatte; auch ihre weitere Entwicklung ist konform der der Neuroblasten, und darum nennt His die aus der Riechgrube ausgewanderten Zellen gleichfalls „Neuroblasten“. Schon innerhalb des Riechepithels werden die Neuroblasten birnförmig; jeder treibt nämlich einen fadenförmigen Fortsatz hervor, der durch ein konisches Zwischenstück mit dem Zellenleibe verbunden ist. Meistens ist dieser Fortsatz hirnwärts gerichtet; nach Aus-

wanderung sieht man an den Neuroblasten noch einen zweiten Fortsatz auftreten, der nach der Riechgrube hin auswächst. Auf diese Weise werden die Neuroblasten, die das Ganglion olfactorii zusammensetzen zu bipolaren Zellen; jeder ihrer beiden Ausläufer wird zu einer Nervenfasern und dadurch wird das Ganglion in den Riechnerven umgewandelt.

Die von Marshall, Beard und Chiarugi beschriebenen Zellmassen waren auf Grund der Beobachtungen von His, nun verständlich; es war das Ganglion olfactorii, das jene Beobachter wohl gesehen, aber nicht völlig verstanden hatten.

Eine Schwierigkeit, die sich den Deutungen der Befunde durch His entgegenstellte, lag darin, dass am ausgebildeten Riechnerven von einem Ganglion nichts zu sehen ist, während doch bei den sensiblen Nerven die Ursprungsganglien sich dauernd erhalten. His konnte auf Grund der Untersuchung späterer Stadien des Riechnerven die Ansicht aussprechen, dass die Ursprungszellen der Riechnervenfasern nach dem mittlerweile angelegten Bulbus olfactorius hinwandern und in den Überzug desselben eintreten. Dazu war nur die Annahme nötig, dass der central gerichtete Zellfortsatz kurz bleibt, während der zur Riechgrube ziehende lang auswächst. Der Riechnerv würde dann lediglich durch die peripheren Fortsätze der Ganglienzellen gebildet werden; die kurzen centralen Fortsätze würden in den Überzug des Bulbus olfactorius eingehen. v. Koelliker (34) konnte, auf Grund von Untersuchungen an Säugern und Vögeln, die Angaben von His bestätigen und seinen Deutungen sich anschliessen. Er findet, als Vorläufer des Riechnerven, ein Ganglion vor, dessen Zellen höchst wahrscheinlich aus dem Ektoderm der Riechgrube auswandern, und im Mesoderm bipolar werden; aus dem Ganglion geht dann der Riechnerv hervor. Das Ganglion selbst ist lediglich ektodermalen Ursprungs.

Der grosse Kernreichtum des embryonalen Riechnerven hat auch v. Koelliker die Erkenntnis seines Baues und seiner Histogenese erschwert. Beim menschlichen Embryo von 8 Wochen z. B. bestehen „die nervi olfactorii in ihrer ganzen Länge aus kernhaltigen Bündelchen feinsten paralleler Achsencylinder“. Am peripheren Ende des Nerven, in der Nasenschleimhaut, wechseln kernreiche und kernarme Stellen ab; das Ende der Bündel selbst war ausserordentlich kernreich.

Auch am centralen Ende, zwischen Lobus olfactorius und lamina cribrosa, waren die Bündel des Riechnerven auffallend kernreich. v. Koelliker (zur Entwicklung des Auges und Geruchsorgans menschlicher Embryonen. Festschrift für Zürich 1883.) Die Kerne gehören den Nervenfasern selbst an, und einer jeden Faser kommen

mehrere Kerne zu. „Es müssen somit die Fasern der Nervi olfactorii zeitlebens als Gruppen von Nervenzellen gleichwertig angesehen werden“; jede Faser entspricht einem Komplex von Nervenzellen. Die Komplexe bilden sich aus den bipolaren Zellen des Ganglion olfactorii dadurch hervor, dass die Zelle sich in die Länge streckt und zu einer Faser wird, während der Kern sich mehrmals teilt (34). Man sieht, dass diese Schilderung der Histogenese des Riechnerven von der durch His gegebenen erheblich abweicht. Nach der Auffassung von His konnten die Riechnervenfasern, als Auswüchse von Ganglienzellen, den anderen Nervenfasern gleich gesetzt worden; wenn aber die Darstellung von v. Koelliker zutraf, so musste man dem Riechnerven eine ganz besondere Stellung zuweisen, weil seine Fasern nicht Zellenfortsätzen sondern Zellenkomplexen entsprachen.

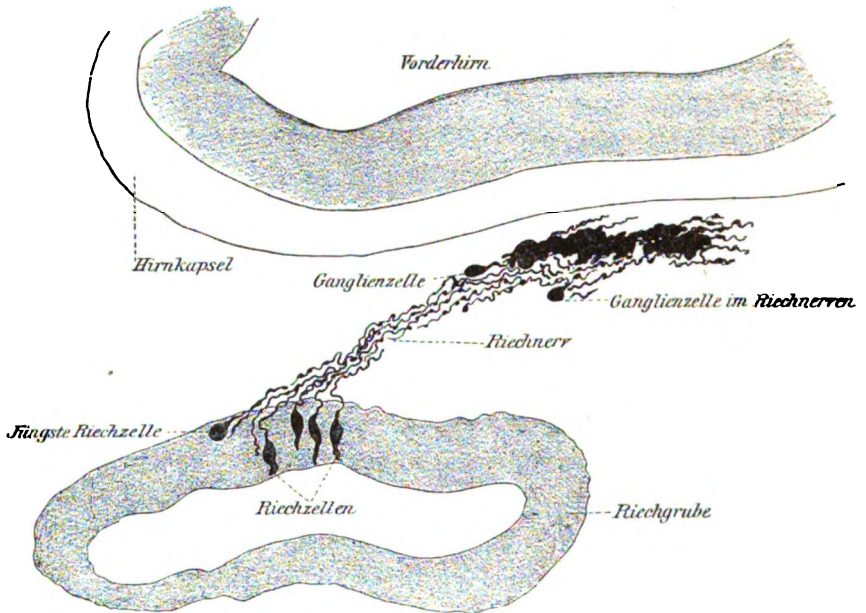
Aber man befand sich, wenn man die Herkunft der Riechnervenfasern aus einem, im Mesoderm befindlichen Ganglion annahm, und mit His die Zellen desselben zum Bulbus olfactorius hin wandern liess, in der schwierigen Lage, dass man die Befunde am ausgebildeten Riechnerven nicht in Einklang bringen konnte mit den Vorgängen bei seiner Entwicklung. Hatten doch die Untersuchungen von Ehrlich bis zu van Gehuchten und Retzius übereinstimmend gezeigt, dass jede Riechnervenfaser zwar der Ausläufer einer Zelle ist, dass diese Zelle aber weder in der Bahn des Riechnerven noch im Bulbus olfactorius gelegen ist, sondern dass sie, als „Riechzelle“ im Epithel der Regio olfactoria ihren Platz hat und zwar bei allen Wirbeltierklassen. Der Bau des ausgebildeten Riechnerven liess nur die Deutung zu, dass die Riechzelle die Bedeutung einer Ganglienzelle hat, und dass aus der Riechzelle die Riechnervenfaser hervorwächst; van Gehuchten hatte das freie Ende der Faser im Bulbus olfactorius nachgewiesen. Zu diesen so einfachen Verhältnissen passte ein „Ganglion olfactorii“ nicht.

Es war notwendig, die Frage zu lösen, ob die als Ganglion olfactorii gedeutete Zellanhäufung wirklich ein Ganglion sei, oder ob sie nur einem Ganglion ähnlich erscheine, in Wirklichkeit aber eine andere Bedeutung habe. Dabei musste die Entstehung der Riechzellen und der Riechnervenfasern ergründet werden.

Referent (37, 38, 39) untersuchte die Entwicklung des Riechnerven mittelst der Methode von Golgi, die ja schon so viele Aufklärungen über die Ausbildung der Elemente des Nervensystems gegeben hatte. Hauptsächlich beim Hühnchen gelang es ihm, die Entstehung der Riechzellen und ihre Beziehungen zu den Riechnervenfasern klarzustellen und ebenso Aufschluss über die Natur der Zell-

massen zu gewinnen, welche als „Ganglion olfactorii“ gedeutet worden waren.

Die Färbung nach Golgi zeigte im Epithel der Riechgrube bei Hühnerembryonen vom dritten Tage zwei Zellenarten; es traten Stützzellen und Neuroblasten auf. Die Stützzellen gleichen den Epithelzellen, die man durch Maceration aus dem Riechepithel erwachsener Tiere erhält; die Neuroblasten sind birnförmig, besitzen einen kurzen, feinen, gegen das Mesoderm gerichteten Fortsatz und



Durchschnitt durch die Riechnervenanlage eines Hühnerembryo vom Anfang des 5. Tages. Golgipräparat. (Aus den Marburger Sitzungsberichten 1896. Oktober.)

gleichen durchaus den Neuroblasten aus dem Hirn oder dem Rückenmark.

Die Neuroblasten liegen im Epithel der Riechgrube; sie verlassen dasselbe nun im Laufe ihrer weiteren Umbildung nicht, sondern wandeln sich, während sie einen langen Nervenfortsatz nach dem Gehirn zu vortreiben, in die Riechzellen um. Man sieht im Anfange des fünften Bebrütungstages im Epithel der Riechgrube zahlreiche Zellen von Spindel- oder auch Kugelform; die spindelförmigen Zellen besitzen zwei Fortsätze, die kugeligen nur einen. (Vgl. die Abbildung.)

Einen kurzen, peripheren Fortsatz entsenden die spindelförmigen Zellen nach dem Lumen der Riechgrube hin (Fig. Riechzellen), den langen, centralen Fortsatz dagegen durch das Mesoderm hindurch nach

dem Vorderhirn. Im Epithel verläuft dieser centrale Fortsatz deutlich wellig; innerhalb des Mesoderms ist er mehr gerade gerichtet und vereinigt sich mit den gleichen Fortsätzen benachbarter Zellen zu einem Strang, der ein Zweig des Riechnerven ist. Die kugeligen Zellen besitzen nur den centralen Fortsatz, der in den Riechnerven eintritt (Fig. jüngste Riechzelle). Dieses jüngste Ausbildungsstadium des Riechnerven zeigt schon das Verhalten des fertigen Zustandes, abgesehen davon, dass die Nervenfasern ihr Ende im Hirn noch nicht erreicht haben. An die Stelle der Neuroblasten sind im Epithel der Riechgrube bipolare Zellen getreten, die den Riechzellen des Erwachsenen ziemlich gleichen und dadurch aus den Neuroblasten hervorgegangen sind, dass sie ausser dem centralen Nervenfortsatz auch noch einen kürzeren, peripheren Fortsatz besitzen.

Die Riechnervenfasern entwickeln sich also aus den Neuroblasten im Riechepithel und diese werden dabei zu den Riechzellen.

Die Bündel der Riechnervenfasern, die aus dem Epithel der Riechgrube auswachsen und die Richtung auf das Vorderhirn einschlagen, werden nun von Zellsträngen eingehüllt, die mit ihnen aus dem Epithel austreten. Diese Stränge sind an Karminpräparaten allein sichtbar und verdecken die eigentlichen Riechnervenfasern vollständig; sie sind für Ganglienzellen gehalten worden, und die später zwischen ihnen sichtbar werdenden Nervenbündel hat man von ihnen abgeleitet. In Wirklichkeit werden diese Zellenmassen zu Zellen, welche die Riechnervenfasern einschneiden; sie haben also die Bedeutung von Neurogliazellen. Mit ihnen kommen aber einzelne Neuroblasten aus dem Epithel der Riechgrube heraus, gelangen in die Bahn des Riechnerven und bilden sich hier zu bipolaren Zellen um, die einen Fortsatz, den zuerst auftretenden, nach dem Hirn zu, den anderen nach dem Epithel der Riechgrube entsenden. Man sieht in diesem Stadium freie Nervenenden im Riechepithel, die diesen im Riechnerven gelegenen Ganglienzellen angehören.

Am achten Tage erreicht der Riechnerv den mittlerweile gebildeten Riechlappen des Gehirns, umfasst ihn kelchförmig und wächst mit seinen Fasern in ihn hinein; dann erst kommt es zur Ausbildung des centralen Endes der Riechnervenfasern.

Beim Übergang der Neuroblasten in die Riechzellen entstehen eigentümlich plumpe Zellformen; die peripheren Fortsätze sind undeutlich, oder auch gar nicht entwickelt, die Zellen selbst sehr reich an Protoplasma. Diese embryonalen Riechzellen der Vögel erinnern sehr an die verschiedenen Formen, die die fertigen Riechzellen der Knochenfische zeigen: auch beim Hund kommen, wie erwähnt wurde, sehr

protoplasmareiche Riechzellen vor, die wir wohl als embryonale Zellformen auffassen dürfen.

Die Anwendung der Golgi-Methode auf das Studium der Entwicklung des Riechnerven hat ergeben, dass ein „Ganglion olfactorii“ nicht existiert, und dass die für ein solches erklärten Zellmassen eine andere Bedeutung haben. Andererseits hat sie erwiesen, dass die Nervenfasern des Olfactorius von Zellen herkommen, die im Epithel der Riechgrube liegen und dort verbleibend sich zu den Riechzellen umbilden. Dadurch sind die Ergebnisse der embryologischen Untersuchung in Einklang gesetzt mit den Befunden, die der fertige Riechnerv zeigt.

Nun bleiben aber nicht alle Neuroblasten im Riechepithel liegen; ein Bruchteil wandert aus, in das Mesoderm hinein, und kommt in die Bahn des Riechnerven zu liegen. Die partielle Auswanderung nervöser Zellen darf als ein Anlauf zur Bildung eines Ganglion aufgefasst werden; und die Befunde am sich entwickelnden Jacobson'schen Organ der Schlangen, die von Born mitgeteilt sind, zeigen, dass hier eine Anhäufung der Riechzellen an der Grenze des Epithels gegen das Mesoderm an vielen Orten gleichzeitig stattfindet, sodass Zellenzapfen in das Mesoderm hineinragen, die hauptsächlich Riechzellenmassen sind. Hier wird also ebenfalls die Trennung der Riechzellen von ihrem Mutterboden, dem Epithel der Riechgrube, eingeleitet; würde sie durchgeführt, so müsste unterhalb des Epithels ein Ganglion sich ausbilden.

Die Entwicklung zeigt, dass der Riechnerv ein rein ektodermaler Nerv ist. Kein anderer Nerv zeigt bei Wirbeltieren ein ähnliches Verhalten; wir müssen auf die Zustände bei Anneliden und Mollusken zurückgreifen, wenn wir aus dem Integument entspringende, in den Centralorganen endigende sensible Nerven kennen lernen wollen. Die Beobachtungen von v. Le'nhossék (Ursprung, Verlauf und Endigung der sensiblen Nervenfasern bei Lumbricus, Arch. f. mikr. Anatomie Bd. 39, 1892) und von Retzius (das Nervensystem der Lumbricinen, Biolog. Untersuchungen, Bd. 3, 1892), haben gezeigt, dass ein bedeutender Teil der sensiblen Nervenfasern im Epithel des Integuments entspringt. Hier sind zwischen die Epithelzellen, die in „Stützzellen“ und „Schleimzellen“ zerfallen, ziemlich gleichmässig nervöse Zellen verteilt, die im ganzen Integument sich finden und dicht nebeneinander stehen. Sie sind meistens schlank und besitzen Säulen- oder Spindelform; selten sind kuglige Zellen. Bei allen Nervenzellen findet man eine Anzahl feiner fadenförmigen Ausläufer, die vom basalen Pol der Zelle abgehen. Einer davon ist lang, dünn und stellt einen zarten Faden dar, der gerade oder unter mehrfachen Biegungen die Ringmuskelschichte der Cutis

durchsetzt und zu einer Nervenfaser wird. Das ist der Achsencylinderfortsatz. Die anderen Ausläufer sind kurz, verästelt; sie verlaufen horizontal, parallel der Grenze zwischen Epithel und Unterlage und endigen frei; es sind dies die Dendriten der Nervenzelle. Indessen findet man auch Spindelzellen vor, die nur einen Achsencylinderfortsatz aufweisen und keine Dendriten haben; diese Zellen, deren freies Ende etwas verjüngt erscheint, gleichen ganz den Riechzellen der Wirbeltiere.

Da sowohl v. Lenhossék als Retzius keine freien Nervenenden im Epithel der Haut des Regenwurms nachweisen konnten, entsprach das Verhalten dieses Epithels nicht in jeder Hinsicht, dem des Riechepithels, das ja freie Nervenenden besitzt; es ist aber Smirnow (Anatom. Anzeiger, Bd. 9, 1894) gelungen, den Nachweis zu führen, dass das Epithel der Haut bei *Lumbricus* reich an freien Nervenenden ist.

Nun kommen, wie Retzius fand (das sensible Nervensystem der Polychäten; das sensible Nervensystem der Mollusken. Biolog. Untersuchungen, Bd. 4, 1892) bei Polychäten (*Nereis* und *Nephtys*) neben Sinnesnervenzellen, die im Epithel des Integuments liegen, auch Nervenzellen vor, die nur mit ihrem peripheren Fortsatz im Epithel liegen, während der Zellenleib unter dem Epithel, in der Cutis, seinen Platz hat. Der Zahl nach überwiegen die tiefer liegenden Zellen; sie sind bipolar, mit einem peripheren, einem central gerichteten Fortsatz. Der centrale Fortsatz wird zu einer Nervenfaser; der periphere ist lang und schmal; er tritt in das Epithel ein und reicht bis an die Cuticula desselben.

Eben solche bipolare Nervenzellen fand Retzius in der Haut von Mollusken (*Limax*; *Arion*). Hier liegen die Zellen aber fast sämtlich unterhalb des Epithels; wenige liegen auf der Grenze zwischen Epidermis und Cutis; die Hauptmasse findet sich innerhalb der Cutis vor. Nur die peripheren Fortsätze dieser Nervenzellen liegen noch innerhalb des Epithels und dringen bis zur freien Oberfläche desselben vor.

Vergleicht man also das Verhalten der nervösen Zellen im Integument bei Würmern und Mollusken, so ergibt sich, dass ganz oberflächlich, sämtlich im Epithel, die Nervenzellen nur bei Oligochäten (*Lumbricus*) gelegen sind. Bei den Polychäten beginnt die Verlagerung der Nervenzellen aus dem Epithel in das unterliegende Bindegewebe hinein; proportional dem Tiefertreten des Zellenleibes wird der periphere Fortsatz länger. Bei den Mollusken ist die Auswanderung der Nervenzellen aus dem Epithel beendet und allein die peripheren Fortsätze derselben sind die nervösen Bestandteile des Epithels. Die Riechschleimhaut der Wirbeltiere bleibt in einem primitiven Zu-

stande; sie verhält sich im wesentlichen wie die Epidermis bei *Lumbricus*. Die Vorgänge bei der Entwicklung der Nervenbahn, die zu diesem Bezirk gehört, leiten indessen eine Verschiebung einzelner Nervenzellen aus dem Epithel in die mesodermale Unterlage ein; es bedarf indessen noch weiterer Untersuchungen, um klarzustellen, was aus den verlagerten Riechzellen wird, ob sie erhalten bleiben oder zu Grunde gehen. Bei *Petromyzon* bleiben die Zellen bestehen und hier findet sich ein Anfang zur Bildung eines Ganglion olfactorii.

IX.

Struktur und Histogenese der Spermien.

Von

Fr. Meves, Kiel.

Litteratur

(von Ende 1896 bis Mitte August 1902).

- Ballowitz, E. (02),** Über das regelmässige Vorkommen zweischwänziger Spermien im normalen Sperma der Säugetiere. *Anat. Anz.*, Bd. 20.
- v. Bardeleben, C. (97. 1),** Dimorphismus der männlichen Geschlechtszellen bei Säugetieren. *Anat. Anz.*, Bd. 13.
- Derselbe (97. 2),** Über die Entstehung der Achsenfäden bei menschlichen und Säugetier-Spermatozoen. *Anat. Anz.*, Bd. 14.
- Derselbe (97. 3),** Beiträge zur Histologie des Hodens und zur Spermatogenese beim Menschen (7. Beitrag zur Spermatologie). *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, Anat. Abt. Supplementband.
- Derselbe (98),** Weitere Beiträge zur Spermatogenese beim Menschen (8. Beitrag zur Spermatologie). *Jenaische Zeitschr. f. Naturw.*, Bd. 31. N. F. 24.
- Baumgartner, W. J. (02),** Spermatid Transformations in *Gryllus assimilis*, with special reference to the Nebenkern. *Kansas University Science Bulletin*, Vol. 1.
- Benda, C. (97),** Neuere Mitteilungen über die Histogenese der Säugetierspermatozoen. *Verh. d. Physiol. Ges. zu Berlin.* Jahrg. 1896—97.
- Derselbe (98. 1),** Über die Entstehung der Spiralfaser des Verbindungsstückes der Säugetierspermien. *Verh. d. Anat. Ges.*, Kiel.
- Derselbe (98. 2),** Über die Spermatogenese der Vertebraten und höherer Evertibraten. *Verh. d. Physiol. Ges. zu Berlin.* Jahrg. 1897—98.
- Bertacchini, P. (98),** Istogenesi dei Nemaspermi di Triton cristatus. *Internat. Monatschr. f. Anat. u. Physiol.*, Bd. 15.
- Derselbe (00),** Intorno all' Istogenesi dei nemaspermi di Triton crist. Risposta alle osservazioni di Meves e Mac Gregor. *Internat. Monatschr. f. Anat. u. Physiol.*, Bd. 17.
- Broman, J. (00. 1),** Über Riesenspermatiden bei *Bombinator igneus*. *Anat. Anz.*, Bd. 17.
- Derselbe (00. 2),** Über Bau und Entwicklung der Spermien von *Bombinator igneus*. *Anat. Anz.*, Bd. 17.

- Broman, J. (00. 3), Über die Histogenese der Riesenspermien bei *Bombinator igneus*. Verh. d. anat. Ges., Pavia 1900.
- Derselbe (00. 4), Bidrag till kännedom om Batrachie-Spermiernas byggnad. Lund 1900.
- Derselbe (01. 1), Om fysiologiskt förekommande atypiska Spermatozoer, deras uppkomst och möjliga betydelse. Lunds läkaresällskaps förhandlingar. Jan. 1901.
- Derselbe (01. 2), Om de Sertoliska cellernas betydelse. Lunds Läkaresällskaps förhandlingar. 5. März 1901.
- Derselbe (01. 3), Notiz über das „Halsstück“ der Spermien von *Pelobates fuscus* nebst kritischen Bemerkungen über die Nomenklatur der Spermieneschwanzfäden. Anat. Anz., Bd. 20.
- Derselbe (02. 1), Über gesetzmässige Bewegungs- und Wachstumserscheinungen (Taxis- und Tropismenformen) der Spermatiden, ihrer Centralkörper, Idiozomen und Kerne. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 59.
- Derselbe (02. 2), Über Bau und Entwicklung von physiologisch vorkommenden atypischen Spermien. Anat. Hefte, I. Abt., Heft 60. (18. Bd., H. 8.)
- Derselbe (02. 3), Über atypische Spermien (speziell beim Menschen) und ihre mögliche Bedeutung. Anat. Anz., Bd. 21.
- Bouin, P. und Bouin, M. (01), Sur le développement précoce de filaments axiles dans les spermatoocytes de premier ordre chez *Lithobius forficatus*. Bibliographie anat., T. 9.
- Ciaccio, G. V. (99), Parallele tra gli spermatozoidi del triton cristatus e quelli della *Rana esculenta*. Rendic. d. R. Accad. d. Sc. dell' Ist. di Bologna, anno 1898—99, Vol. 3.
- Collin, R. (01), Note sur la transformation de la spermatide en spermatozoïde chez *Geophilus linearis*. Bibliograph. anat., T. 9.
- Eisen, G. (00), The Spermatogenesis of *Batrachoseps*. Polymorphous Spermatogonia, Auxocytes and Spermatoocytes. Journ. of Morphol., Vol. 17.
- Foot, Katherine und Ella Church Stroebe (02), The Spermatozoa of *Allobophora foetida*. The American Journal of Anatomy, Vol. 1.
- Godlewsky, E. jun. (97), Weitere Untersuchungen über die Umwandlungsweise der Spermatiden in Spermatozoen bei *Helix pomatia*. Anz. d. Akad. d. Wissenschaft. Krakau.
- Hermann, F. (97), Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 50.
- Derselbe (98), Bemerkungen über den „chromatoiden Körper“ der Samenzellen. Anat. Anz., Bd. 14.
- Janssens, F. A. (01), La Spermatogénèse chez les Tritons. La cellule, T. 19.
- Korschelt, E. und Heider, K. (02), Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena 1902.
- Korff, K. v. (99), Zur Histogenese der Spermien von *Helix pomatia*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 54.
- Derselbe (02), Zur Histogenese der Spermien von *Phalangista vulpina*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 60.
- Lenhossék, M. v. (97), Über Spermatogenese bei Säugetieren. Tübingen, den 3. Apr. 1897.
- Derselbe (98), Untersuchungen über Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 51.
- Loisel, G. (01), Formation des spermatozoides chez le Moineau. Compt. rend. de la Soc. de Biolog. 1901.
- Derselbe (02), Études sur la spermatogénèse chez le Moineau domestique. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., ann. 38.
- Lukjanow, S. M. (98), Contribution à l'étude de la spermatogénèse chez la souris blanche. Archives des Sciences Biologiques, T. 6. Petersburg.

- Maximow, A. (99), Die histologischen Vorgänge bei der Heilung von Hodenverletzungen und die Regenerationsfähigkeit des Hodengewebes. Ziegler's Beitr. z. path. Anat., Bd. 26.
- Derselbe (00. 1), Bemerkungen zu der Arbeit von Cl. Regaud: „Évolution tératologique des cellules séminales. Les spermatides à noyaux multiples chez les Mammifères.“ Bibliographie anatom., T. 8.
- Derselbe (00. 2), Über die teratologischen Samenzellenformen Bibliographie anatom., Bd. 8.
- Mc Clung, C. E. (99), A Peculiar Nuclear Element in the Male Reproductive Cells of Insekts. Zool. Bull., Vol. 2.
- Derselbe (00), The Spermatocyte Divisions of the Acrididae. Kansas Univ. Quarterly, Vol. 9.
- Derselbe (01), Notes on the Accessory Chromosome. Anat. Anz., Bd. 20.
- Derselbe (02), The Accessory Chromosome — Sex Determinant? Biological Bull., Vol. 3.
- Mc Gregor, J. Howard (99), The Spermatogenesis of Amphiuma. Journal of Morphology, Supplement to Vol. XV.
- Meves, Fr. (97. 1), Über Struktur und Histogenese der Samenfasern von Salamandra maculosa. Vortrag, gehalten im physiologischen Verein zu Kiel am 8. Februar 1897. Mitteilungen f. d. Ver. Schlesw.-Holst. Ärzte, Jahrg. 5. Nr. 5.
- Derselbe (97. 2), Über Struktur und Histogenese der Samenfasern von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 50.
- Derselbe (97. 3), Über Centrialkörper in männlichen Geschlechtszellen von Schmetterlingen. Anatom. Anz., Bd. 14.
- Derselbe (97. 4), Zur Entstehung der Achsenfasern menschlicher Spermatozoen. Anat. Anz., Bd. 14.
- Derselbe (98. 1), Über das Verhalten der Centrialkörper bei der Histogenese der Samenfasern von Mensch und Ratte. Verh. d. anat. Ges., Kiel 1898.
- Derselbe (98. 2), Über Entstehung und Schicksal der Schwanzmanschette bei der Bildung der Samenfasern. Mitteilungen f. d. Ver. Schlesw.-Holst. Ärzte, Jahrg. 7. Nr. 3.
- Derselbe (99), Über Struktur und Histogenese der Samenfasern des Meerschweinchens. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 54.
- Derselbe (00), Über den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 56.
- Derselbe (01), Über die sog. wurmförmigen Samenfasern von Paludina und über ihre Entwicklung. Verh. d. anat. Ges., Bonn 1901.
- Derselbe (02), Über die Frage, ob die Centrosomen Boveris als allgemeine und dauernde Zellorgane aufzufassen sind. Mitteil. f. d. Ver. Schlesw.-Holst. Ärzte, Jahrg. 10, Nr. 6 und Verh. d. anat. Ges., Halle a. S. 1902.
- Montgomery, Thos. H. jr. (98), The spermatogenesis in Pentatoma up to the Formation of the Spermatid. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 12.
- Nichols, Luise (01), The Spermatogenesis of Oniscus asellus Linn., with special Reference to the History of the Chromatin. The American Natural., Vol. 35.
- Niessing, C. (00), Kurze Mitteilung über Spermatogenese. Anat. Anz., Bd. 18.
- Nusbaum, J. (99), Die Entstehung des Spermatozoon aus der Spermatide bei Helix lutescens Ziegl. Anat. Anz., Bd. 16.
- Paulmier, F. C. (99), The Spermatogenesis of Anasa tristis. Journ. of Morphology, Supplement to Vol. XV.
- Prowazek, S. (01), Spermatologische Studien. I. Spermatogenese der Weinbergschnecke (Helix pomatia, L.). II. Spermatogenese des Nashornkäfers (Oryctes nasicornis, L.). Arb. der Zool. Institute zu Wien, Bd. 13, Heft 2.
- Derselbe (02), Ein Beitrag zur Krebspermatogenese. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 71.

- Rawitz, B. (99), Untersuchungen über Zellteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 53.
- Regaud, Cl. (00. 1), Évolution tératologique des cellules séminales. Les spermatides à noyaux multiples chez les Mammifères. Bibliographie anatom. T. 8.
- Derselbe (00. 2), A propos des cellules séminales tératologiques. Bibliographie anatom., T. 8.
- Derselbe (00. 3), La sécrétion liquide de l'épithélium séminal; son processus histologique. Compt. rend. de la Soc. de Biologie, séance du 8 nov. 00.
- Derselbe (00. 4), Variations de la sécrétion liquide de l'épithélium séminal suivant les stades de l'onde spermatogénétique. Compt. rend. de la Soc. de Biologie, séance du 15 déc. 00.
- Derselbe (00. 5), Les phénomènes sécrétoires du testicule et la nutrition de l'épithélium séminal.
- Derselbe (01), Études sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogénèse chez les Mammifères. Arch. d'anat. microsc., t. 4.
- Schoenfeld, H. (00), La Spermatogénèse chez le taureau. Bibliogr. anat., ann. 1900.
- Derselbe (01), La Spermatogénèse chez le taureau et chez les mammifères en général. Arch. de Biologie, t. 18.
- Suzuki, B. (98), Notiz über die Entstehung des Mittelstücks der Samenfäden von Selachiern. Anat. Anz., Bd. 15, 1899.
- Waldeyer, W. (01), Die Geschlechtszellen. Handbuch der vergleich. u. experim. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Jena 1901.
- Wilcox, E. V. (00), Human Spermatogenesis. Anat. Anzeig., Bd. 17.

Das vorliegende Referat schliesst an das den gleichen Gegenstand behandelnde von F. Hermann¹⁾ aus dem Jahre 1897 an. Es berichtet über die Arbeiten, welche in der Zeit von Ende 1896 bis Mitte August 1902 veröffentlicht sind.

Inhaltsverzeichnis.

	pag.
A. Zusammenfassende Darstellungen	441
B. Wirbeltiere	443
I. Struktur der Spermien	443
1. Fische	443
2. Amphibien	443
a) Urodelen	443
b) Anuren	446
3. Sauropsiden	451
4. Säugetiere	451
5. Atypische Spermien	455
II. Histogenese der Spermien	457
1. Einleitung	457
2. Fische	459
3. Amphibien	463
a) Urodelen	463
b) Anuren	472

¹⁾ Diese Ergebnisse, Bd. 6.

	pag.
4. Sauropsiden	475
5. Säugetiere	477
6. Über Richtungsreize in der Spermiogenese	496
7. Über die Entstehung atypischer Spermatiden und Spermien	498
C. Wirbellose	500
1. Würmer	500
2. Crustaceen	500
3. Myriopoden	500
4. Insekten	503
5. Mollusken	508

A. Zusammenfassende Darstellungen.

Im letzten Jahre sind in zwei grösseren Werken ausgezeichnete zusammenfassende Darstellungen über Morphologie und Histogenese der Spermien erschienen.

Das Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere von Korschelt und Heider (02) enthält ein umfangreiches Kapitel „Sperma und Spermatogenese“, welches nicht nur die gesamten Wirbellosen, sondern auch die Wirbeltiere mit grosser Ausführlichkeit behandelt.

In einem ersten Hauptabschnitt werden zunächst die geschwänzten (flagellatenförmigen) Spermien, ihre verschiedenen Teile, ihre Bewegung, ihre Übertragung durch Spermatophoren besprochen; weiter Spermien von Zellcharakter und solche, welche, wie diejenigen der Crustaceen, Myriopoden, Arachnoiden und Nematoden, von der gewöhnlichen Gestalt der geschwänzten Spermien stark abweichen.

Der zweite Hauptabschnitt (Spermatogenese) beginnt mit einem Vergleich zwischen Ei- und Samenbildung. Sodann wird die Umformung der Spermatiden zu Spermien, zunächst bei Wirbeltieren, weiter bei verschiedenen Wirbellosen geschildert, wobei überall die neuesten Forschungsergebnisse zu Grunde gelegt werden; am Schluss des die Wirbellosen behandelnden Abschnittes wird nach bisher unveröffentlichten Untersuchungen von Tönniges eine Darstellung der Spermiogenese von Lithobius gegeben, auf welche ich unten zurückkommen werde.

Waldeyer, dem wir bereits einen vorzüglichen Bericht (aus dem Jahre 1887) über die ältere Litteratur verdanken, hat (01) in dem Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, herausgegeben von O. Hertwig, das Kapitel „Geschlechtszellen“

geschrieben; von diesem Kapitel liegt bisher nur der erste Teil vor, welcher die Morphologie der Wirbeltierspermien in erschöpfender und allenthalben klärender Weise behandelt.

Waldeyer beschreibt zunächst an einer schematischen Figur die sämtlichen Teile, welche man bisher an einem Tierspermium hat nachweisen können, mit anderen Worten also das komplizierteste Bild, welches ein Spermium nach unserer jetzigen Kenntnis darbieten kann. Er bespricht dann diese Teile im allgemeinen genauer, endlich im besonderen die Spermien der einzelnen Wirbeltierklassen. Dabei bringt er die bisher nur für Säugetierspermien gebrauchte Einteilung in Kopf, Hals und Schwanz auch für die Samenfäden der übrigen Wirbeltiere in Anwendung.

Die Gebilde am vorderen Kopfe, welchen mechanische Bedeutung zukommt, fasst Waldeyer unter der Bezeichnung „Perforatorium“ zusammen. Man kann nach ihm zwei Arten von Perforatorien, Spitzen- und Schneideperforatorien, unterscheiden, je nachdem sie als Bohr-, oder als Schneideapparat beim Eindringen der Spermien in die Eier wirken.

Ein Hals muss überall (auch wo er nicht deutlich hervortritt) auf Grund der Entwicklungsgeschichte unterschieden werden; und zwar ist darunter diejenige meist nur sehr kurze Strecke des Spermiums zu verstehen, welche das vordere Centrosom und die zwischen diesem und dem hinteren Centrosom befindliche durchsichtige homogene Zwischenmasse samt den in manchen Fällen in dieser eingelagerten „Centrosomfäden“ umfasst.

Waldeyer sagt: „Man könnte noch das vordere Stück des hinteren Centrosoms hierher ziehen; mir will es indessen richtiger erscheinen, das hintere Centrosom dem Verbindungsstücke des Schwanzes zuzuzählen, dem es dann vollständig mit seinen beiden Stücken, dem vorderen und dem hinteren, angehört.“

Bei den Spermien der urodelen Amphibien und der Selachier wird das Mittelstück bzw. Verbindungsstück der Autoren mit der Bezeichnung „Hals“ versehen.

Für den Schwanz der Wirbeltierspermien verwendet Waldeyer allgemein die von Retzius vorgeschlagene Einteilung in Verbindungsstück, Hauptstück und Endstück. „Das Verbindungsstück wird vom Hauptstück abgesetzt einmal durch das letzte Stück des distalen Centrosoms — „Scheibe“ Jensen, „Schluss Scheibe“, „Endscheibe“, Ballo-witz —, welches am hinteren Ende des Verbindungsstückes gelegen ist, während das erste (vordere) Stück dieses Centrosoms den (proximalen) Anfang des Hauptstückes bezeichnet. Da der Achsenfaden durch diese

„Scheibe“ hindurchgeht, so stellt dieselbe in Wahrheit einen Ring vor.“ — Nach dieser Definition ist bei Urodelen das Hauptstück der Autoren als Verbindungsstück zu bezeichnen.

Bei vielen Tieren ist es zur Zeit, ehe nicht eine genaue Bearbeitung der Spermio-genese vorliegt, noch unmöglich festzustellen, wo wir den Hals des Spermiums, das Verbindungsstück und Hauptstück des Schwanzes zu suchen haben.

In der noch nicht erschienenen Fortsetzung des Kapitels sollen anhangsweise auch die Spermien der Evertébraten und der Pflanzen kurze Berücksichtigung finden. Es soll dann die Darstellung der Spermio-genese folgen. Einige physiologische Daten und Daten allgemeinerer Beziehung, Technik und Geschichte der Spermio-logie sollen den Schluss bilden.

B. Wirbeltiere.

1. Struktur der Spermien.

1. Fische.

Von Fischspermien sind in den letzten Jahren ausschliesslich diejenigen der Selachier, und zwar hauptsächlich in Bezug auf ihre weiter unten zu besprechende Histogenese, von Hermann, Rawitz, Suzuki, Benda, Broman, bearbeitet worden.

Die Untersuchungen der drei letztgenannten Autoren haben ergeben, dass der „Achsenfaden“, welcher das bisher sog. „Verbindungsstück“ durchsetzt, aus Centralkörpersubstanz gebildet wird.

Benda (98. 2) konnte ausserdem an einem Raiahoden durch Färbung feststellen, dass der Mantel des „Verbindungsstückes“ auch hier einen dichten spiraligen Bau zeigt, den schon Ballowitz durch Maceration dargestellt hatte.

2. Amphibien.

a) Urodelen. In einer Beschreibung, die ich (97. 1 u. 2) von den Spermien von Salamandra gab, habe ich mit Czermak diejenige Seite, auf welcher sich der Flossensaum erhebt, als Rückenseite bezeichnet.

An dem sog. Mittelstück kann man durch Färbung zwei Partien darstellen, eine grosse vordere und eine kleine hintere; letztere ist mit dem von Ballowitz bei urodelen Amphibien beschriebenen sog. Endknöpfchen des Achsenfadens identisch. Die grosse vordere Partie ist

an ihrem hinteren Ende von vorn und dorsal nach hinten und ventral abgeschrägt; auf diese Abschrägung ist die kleine hintere Partie des Mittelstücks aufgelagert; sie ergänzt die vordere in der Weise, dass das

hintere Ende des ganzen Mittelstücks halbkugelig abgerundet ist (Fig. 1 a). Die grosse vordere Partie geht aus dem proximalen, die kleine hintere aus der einen Hälfte des distalen Centralkörpers hervor; die andere Hälfte des distalen Centralkörpers liegt an der Grenze zwischen Haupt- und Endstück des Schwanzes.

Während die äusseren Formverhältnisse des Schwanzfadens bereits seit längerer Zeit richtig beschrieben werden, ist die von dem inneren Bau desselben gegebene Darstellung noch in mehreren Punkten unzutreffend. Über den inneren Bau des Schwanzes kann man vollständige Klarheit nur an Querschnitten bekommen. Ein Querschnitt des Schwanzes (Fig. 1 b) zeigt, dass derjenige des sog. Achsenfadens nicht rund, sondern hufeisenförmig gestaltet ist. Die Konvexität der Krümmung ist nach der Bauchseite des Samenfadens zu gerichtet. Die sog.

Mantelschicht umgibt den Achsenfaden nur einseitig und zwar nur auf der konvexen, also ventralen Seite. Der Flossensaum entspringt in der Konkavität des Achsenfadens; derselbe ist keine Bildung der sog. Mantelschicht, sondern steht allein zum Achsenfaden in Beziehung.

Eine Spiralhülle des Schwanzes war bis vor kurzem nur bei Säugetieren, Vögeln und Reptilien gesehen worden. Benda (98. 2) hat als erster ihre Existenz auch bei Amphibien, unter den Urodelen bei Triton, beschrieben.

Bei Triton schliesst der Cytoplasmamantel des Achsenfadens eine äusserst dicht gewundene, sehr feinfädige Spirale ein, die nach Benda fast die ganze Länge des Achsenfadens „umgibt“. Letzterer Ausdruck ist wohl nicht so genau zu nehmen, da die Mantelschicht nur auf der einen (ventralen) Seite des Achsenfadens vorhanden ist.

Bei Salamandra sitzt dem Vorderende des Kopfes ein Spiess auf, welcher sich nach Retzius als feiner gerader Faden eine Strecke weit ins Innere des Kopfes hinein fortsetzt. Ballowitz giebt dagegen für die Spermien sämtlicher Urodelen (inkl. Salamandra) an, dass dieser Faden nicht im Innern des Kopfes, sondern in einer Rindenschicht

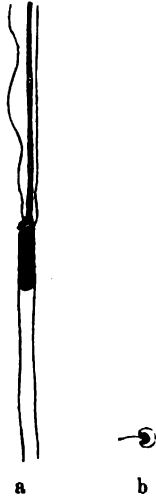


Fig. 1.

a Mittlere Partie, b Querschnitt durch den Schwanz eines Spermiums von Salamandra maculosa.

desselben gelegen ist. Diese Differenz, welche ich (97. 1 u. 2) hatte bestehen lassen, ist neuerdings durch Broman (00. 4) aufgeklärt worden. Broman findet, dass die Beschreibung von Retzius für Salamandra völlig zu Recht besteht. Die abweichende Angabe von Ballowitz stützt sich auf Beobachtungen bei Triton. Für dieses Tier ist sie ebenfalls durchaus zutreffend, darf aber, wie Broman betont, nicht für alle Urodelen-spermien verallgemeinert werden.

Über den Samenfaden von Amphiuma entnehme ich der Arbeit von Mc Gregor (99) folgende Angaben.

Der bei einigen Urodelen, z. B. bei Salamandra, wohl entwickelte Widerhaken des Spiesses ist bei Amphiuma sehr klein.

Ein hinteres Segment des Mittelstückes, wie ich es bei Salamandra beschrieben habe, ist bei Amphiuma nicht vorhanden (Fig. 2a).

Der Schwanz der Amphiumaspermien zeigt ausser dem gewöhnlich sogenannten Hauptfaden- und dem Randfaden der Wellenmembran noch einen dritten Faden, der wohl als Nebenfaden zu bezeichnen wäre. Mc Gregor vermeidet diese Benennungen. Er bezeichnet Haupt- und Nebenfaden zusammen als Achsenfaden und beschreibt von diesem, auf Grund von Querschnittsbildern (Fig. 2, b—f), dass er nahe dem Mittelstück ein dicker Cylinder ist, auf dessen dorsaler Oberfläche ein gefurchter Stab entlang läuft. Weiter nach hinten wird der Cylinder von dem gefurchten Stab durch eine dünne vertikale Platte getrennt. Gegen das Ende hört der cylindrische Stab zuerst auf, der gefurchte dagegen setzt sich weiter fort, um das „Endstück“ zu bilden¹⁾.

Das Cytoplasma umgiebt nicht nur die ventrale Oberfläche des Schwanzes, sondern auch Kopf und Mittelstück mit einem ausserordentlich dünnen Mantel.

b) Anuren. Benda (98. 2) teilt kurz mit, dass bei den Samen-fäden der Anuren eine lockere, sehr zarte Spirale das „centrosomale Mittelstück“ und einen Teil des Geisselfadens umkreist. Bei Bombinator

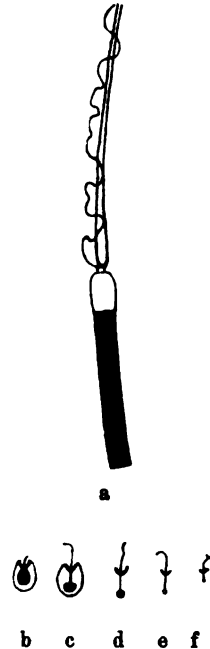


Fig. 2.

a Mittlere Partie, b—f Querschnittsbilder durch den Schwanz eines Spermiums von Amphiuma (nach Mc Gregor).

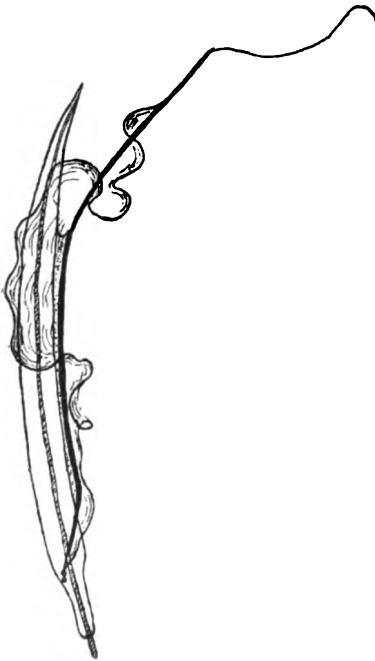
¹⁾ Nach Waldeyer (01), dem ich mich anschliessen möchte, ist es der gefurchte Faden, welchen man als Hauptfaden zu bezeichnen hat.

liegen Bildungen, welche der Spirale entsprechen, am Kopf und an der Geißel, doch hat Benda keine deutliche Spirale gesehen.

Weiter ist unsere Kenntnis der Anurenspermien besonders durch drei Arbeiten von Broman gefördert worden.

Eine erste Arbeit (00. 2) enthält folgende Beschreibung der früher schon von v. la Valette St. George studierten Spermien von *Bombinator*, welche bekanntlich eine ganz besondere Stellung unter den Spermien der Wirbeltiere einnehmen.

Der Kopf ist ein lang gestreckter leicht gebogener Körper, welcher nach hinten in eine Spitze ausläuft. Das vordere Ende dagegen ist



nur wenig verjüngt. Aus ihm tritt ein in der Achse des Kopfes gelegener Stab hervor, welcher sich bis zum hinteren Kopfe fortsetzt. Dieser Stab („Spiess“) ist resistenter als der eigentliche Kopf; er bleibt nach Maceration allein zurück und stellt den von v. la Valette St. George entdeckten Skeletteil des Körpers dar.

Am vorderen Ende des Kopfes liegt an einer Seite, gewöhnlich an der konvex gebogenen, die Insertion des Schwanzes, welche durch zwei kleine, hintereinander gelegene Kügelchen vermittelt wird, die eng miteinander verbunden sind. Diese Kügelchen, welche bisher nicht beobachtet wurden, stellen die beiden beinahe unveränderten Centralkörper der Spermatide dar.

Fig. 3. Spermium von *Bombinator*
(nach Broman).

Der eig. Schwanz, welcher von dem hinteren der beiden Kügelchen ausgeht,

besteht aus zwei Fäden und einer diese verbindenden Flossenmembran. Von den Fäden ist der eine dicker, kürzer, nur leicht gebogen und aktiv nicht beweglich; Broman bezeichnet ihn mit v. la Valette St. George als „Stützfaden“. Der andere Faden, der „Bewegungsfaden“ (Broman) ist dünner und länger. Er liegt mit seinem vorderen Teil in dem freien, in wellenförmigen Biegungen verlaufenden Rand der Flossenmembran; der hintere Teil ragt über den Stützfaden mehr oder weniger frei heraus. Dass dieser Teil nicht früher beobachtet und beschrieben worden ist, erklärt sich wohl daraus, dass er sehr leicht abbricht.

Der Kopf und der ihm anliegende Teil des Stützfadens sind durch eine dünne Cytoplasmasschicht miteinander verbunden.

Eine zweite schwedisch geschriebene und separat erschienene Abhandlung von Broman (00. 4) beschäftigt sich mit dem Bau der Spermien bei anderen anuren Amphibien; sie enthält zahlreiche wichtige



Fig. 4. a Spermium von *Rana esculenta*, b von *Rana mugiens*, c von *Rana temporaria* (nach Broman).

Beobachtungen, welche ich durch Wiedergabe an dieser Stelle allgemeiner bekannt zu machen hoffe.

Was zunächst das Perforatorium anlangt, so stellt dasselbe bei *Rana esculenta*, wie schon v. la Valette St. George beschrieben hat, eine einfache kleine knopfförmige Bildung am vorderen Kopfe dar.

Bei *Rana mugiens* hat es die Form einer rundlichen, das vordere Kopfende bedeckenden Mütze; bei *Bufo vulgaris*, *Bufo viridis* und *Hyla arborea* ist diese Mütze zipfelartig ausgezogen. Bei *Rana temporaria* besteht das Perforatorium in einem kurzen stabförmigen Gebilde, welches an der einen (gewöhnlich schwach konkav gebogenen) Seite des

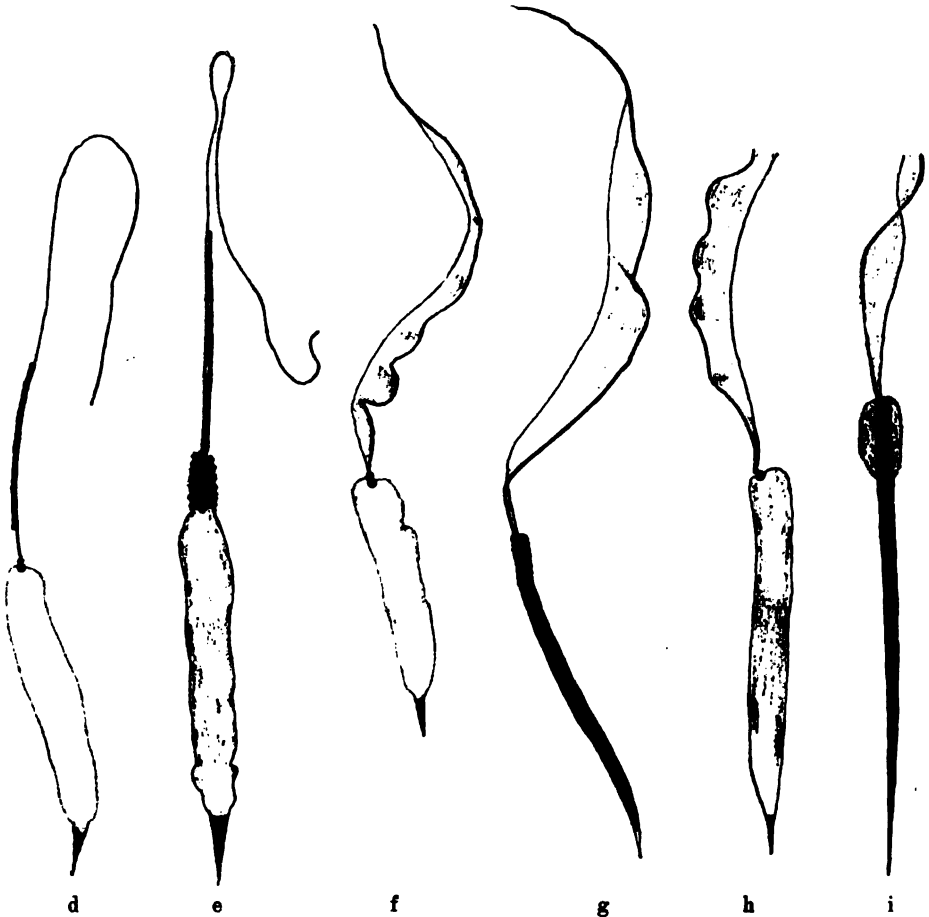


Fig. 4. d, e Spermien von *Hyla arborea*; f, g von *Bufo viridis*; h, i von *Bufo vulgaris* (nach Broman). Bei d, f, h ist die Spiralhülle wegmaceriert. i stellt ein noch nicht völlig reifes Spermium dar; ein Cytoplasmaballen umschliesst noch das Verbindungsstück und die hintere Partie des Kopfes. In h und i ist die hintere Schwanzpartie weggelassen.

vorderen Kopfendes angeheftet ist. An nicht völlig ausgereiften Spermien zeigt der Stab in der Regel eine mehr oder weniger grosse Anschwellung in der Mitte.

Der Schwanzfaden inseriert bei allen untersuchten Anuren am hinteren Kopfende mittelst zweier hintereinander liegender, eng verbun-

dener Körnchen. Bei *Rana temporaria* hat Broman durch Untersuchung der Spermiogenese gefunden, dass das vordere Körnchen dem proximalen Centrankörper, das hintere einem Teil des distalen entspricht. Das Gleiche darf man wohl von den ähnlichen Spermien der übrigen Arten voraussetzen. Die beiden Körnchen sind also dem vom Referenten bei *Salamandra* als Mittelstück beschriebenen Spermienabschnitt analog.

Das „Verbindungsstück“ zeigt ein ganz verschiedenes Aussehen. Bei *Rana temporaria* ist es halb so lang wie der Kopf oder länger; bei den übrigen Arten dagegen ist es relativ kurz, misst nur $\frac{1}{8}$ — $\frac{1}{10}$ der Kopflänge. Seine hintere Grenze ist bei *Rana temporaria* gewöhnlich nur undeutlich markiert, weil es sich hier nach hinten ganz allmählich verschmälert; bei den übrigen Arten aber ist sie mehr oder weniger abgesetzt und deshalb auch an lebendem Material deutlich.

Aber auch bezüglich des feineren Baues des Verbindungsstückes zeigt *Rana temporaria* eine vielleicht nicht unwichtige Unähnlichkeit gegenüber den übrigen Arten. Das Verbindungsstück hat nämlich bei diesem Tier eine Hülle von Körnern, welche keine Spiralanordnung zeigen, während bei allen übrigen Arten die Existenz eines mehr oder weniger deutlichen Spiralfadens zu konstatieren ist. Am wenigsten deutlich ist dieser Spiralfaden bei *Rana esculenta*, wo er nur aus 2—3 Windungen besteht; bei *Rana mugiens*, wo er sehr deutlich ist, wird er von 3—4, bei den Bufoarten sowie bei *Hyla* von 6—10 Spiraltouren gebildet.

Durch die Spiralhülle läuft der Schwanzfaden (oder die Schwanzfäden, bei denjenigen Spermien, welche ausser dem Bewegungsfaden noch einen besonderen isolierten Stützfaden besitzen) bis zum Kopf hin.

Nach v. la Valette St. George sollte das Verbindungsstück bei *Bufo vulgaris* in zwei „dickere kurze Stränge“ zerfallen; von diesen hat Ballowitz bereits auf Grund von Untersuchungen an *Alytes* vermutet, dass sie als solche nicht existieren, sondern nur den optischen Längsschnitt des Hohlcyinders des Verbindungsstückes darstellen. Diese Vermutung wird von Broman als zutreffend bestätigt.

Auch die Angabe von v. la Valette St. George, dass das Verbindungsstück bei *Bufo* während der späteren Entwicklung gänzlich schwindet, ist nach Broman unrichtig. An gut fixierten sowie an lebenden, in humor aqueus untersuchten Bufospermien hat Broman das Verbindungsstück überall nachweisen können. Seiner Ansicht nach beruht die Angabe von v. la Valette St. George einfach darauf, dass die Spiralhülle eine äusserst geringe Widerstandskraft besitzt und deshalb in nicht indifferenten Flüssigkeiten oder bei Austrocknung leicht zerstört wird.

Der Schwanz der Hylaspermien zeigt eine bisher nicht beschriebene Eigentümlichkeit, welche sich bei den übrigen Arten nicht findet. Im vorderen Drittel ist der eigentliche Schwanzfaden durch einen „Extrafaden“ verstärkt, welcher ungefähr doppelt so dick als ersterer ist. Dieser „Extrafaden“ beginnt vorn etwas hinter dem Halsstück; er ist vorn und hinten wie abgeschnitten. Broman stellt ihn in Parallele mit dem „Nebenfaden“, den Ballowitz bei den Spermien gewisser Tritonarten, namentlich bei *Triton helveticus*, beschrieben hat.



Fig. 5. Spermium von *Pelobates* (nach Broman).

In einer dritten Mitteilung (01. 3) schildert Broman die Spermien von *Pelobates fuscus*, welche besonders dadurch sein Interesse erregt hatten, dass sie nach Ballowitz eines „Verbindungsstückes“ (im Sinne von „Mittelstück“ oder „Halsstück“) ganz entbehren sollten. An lebenden Spermien von *Pelobates* oder solchen, welche in gewöhnlicher Weise fixiert und gefärbt waren, hat Broman ebenfalls keine Spur davon konstatieren können. Dagegen hat er in Präparaten, welche (ohne vorhergehende Fixierung) mit Gentianaviolett gefärbt und dann eingetrocknet waren, konstant zwei miteinander eng verbundene, dunkel gefärbte Körner gefunden, welche die Verbindung des Schwanzes mit dem Kopf vermitteln und dasselbe Aussehen haben wie die von Broman früher beschriebenen Centralkörperderivate anderer Batrachierspermien. Bei *Pelobates* sind diese Körner von einer kaum wahrnehmbaren Cytoplasmahülle umgeben. Eine die Centralkörperderivate umgebende Spiralhülle, wie Broman sie bei den Spermien nahe verwandter Tiere beschrieben hat, ist hier nicht zu sehen.

Der Schwanz der *Pelobates*spermien ist, wie Ballowitz bereits angegeben hat, schon durch geringe Maceration in zwei etwa gleich dicke Fäden zerlegbar. Diese Fäden sind nach Broman wahrscheinlich den beiden normal getrennten (nur durch einen Flossensaum verbundenen) Schwanzfäden der *Bufo*spermien homolog. Ob auch bei den *Pelobates*spermien nur der eine Schwanzfaden aktiv bewegungsfähig ist und dem anderen Faden nur eine stützende Funktion zuzuschreiben ist, lässt sich nicht entscheiden; jedoch findet Broman es sehr wahrscheinlich.

Im Anschluss daran kritisiert Broman die übliche Nomenklatur der verschiedenen Schwanzfäden und schlägt vor, dass wir bei allen Spermien, deren Schwanz aus zwei durch einen Flossensaum verbundenen Fäden besteht, den aktiv beweglichen Faden Bewegungsfaden, den unbeweglichen (oder nur passiv mitbeweglichen) Faden Stützfaden benennen.

Schliesslich habe ich noch eine Notiz von Ciaccio (99) zu erwähnen, welcher, in Verfolgung früherer Untersuchungen, die Spermien von *Rana esculenta* mit denjenigen von *Triton cristatus* in Bezug auf ihren Bau und die Art und Weise ihrer Bewegung verglichen hat. Ciaccio findet, dass die Fähigkeit der Bewegung bei den Tritonspermien in der „kontraktilen Substanz der undulierenden Membran“, bei denjenigen von *Rana esculenta* hauptsächlich im Schwanz und in 1—3 kleinen Cytoplasmakügelchen ihren Sitz hat, die auf der Längenausdehnung des Schwanzes verteilt sind. Diese Kügelchen zeigen bei sich bewegenden Samenfäden eine sehr schnelle Rotation, welche gänzlich von der Schwanzbewegung abhängig ist, und ausserdem eine langsame amöboide Eigenbewegung. Zuletzt beschreibt Verfasser die Veränderungen, welche die Spermien von *Rana* bei der Untersuchung in verdünnter Samenflüssigkeit vom Augenblick des Absterbens bis zur völligen Auflösung (welche schon nach $1\frac{1}{2}$ Stunden erfolgen soll) erleiden.

3. Sauropsiden.

Benda (98. 2) beschreibt, dass bei der Taube und ebenso bei *Lacerta* ein sehr lockerer, äusserst feiner Spiralfaden, welcher demjenigen der Säugetiere homolog ist, den Kopf und das „centrosomale Mittelstück“ umgiebt, dass er dagegen beim Sperling an einem ähnlichen Spermienabschnitt wie bei den Säugern lokalisiert zu sein scheint.

Die Arbeit von Loisel (01) über die Spermatogenese beim Sperling ist lediglich entwicklungsgeschichtlich.

4. Säugetiere.

Von dem Hals der menschlichen und Rattenspermien habe ich (98. 1) in einem auf der Kieler Anatomenversammlung gehaltenen Vortrag beschrieben, dass er aus einem vorderen und einem hinteren Knopf, welche durch homogene Zwischensubstanz verbunden sind, gebildet wird. Der vordere Halsknopf, welcher aus dem proximalen Centrankörper hervorgeht (s. unten pag. 483), ist bei der Ratte stets dem Chromatin des Kopfes eingelagert. Beim Menschen bildet er häufig eine plateauartige Erhebung am hinteren Kopfe. Der hintere Halsknopf ist am Anfang

des Verbindungsstückes gelegen. Er entsteht aus einem Teil des distalen Centralkörpers. Bei der Ratte setzt er sich aus zwei neben einander¹⁾ gelegenen Körnchen zusammen. Die „Schluss Scheibe“ am hinteren Ende des Verbindungsstückes stellt einen Ring dar, welcher aus einem anderen Teil des distalen Centralkörpers hervorgeht.

1899 gab ich in einer grösseren Arbeit eine Schilderung von der Struktur der Spermien beim Meerschweinchen.

Dem Vorderrand des Kopfes ist ein Spitzenkörper in Gestalt eines halbmondförmigen Aufsatzes angefügt. Kopf und Spitzenkörper sind nicht, wie es nach den Flächenansichten den Anschein hat, platte Scheiben, sondern, wie Kanten- und Querschnittsbilder lehren, löffelförmig gekrümmt und zwar in entgegengesetzter Richtung. Diejenige Seite, welcher die Konkavität des Kopfes zugekehrt ist, habe ich als Bauchseite bezeichnet; die Konkavität des Spitzenkörpers ist nach der entgegengesetzten Seite, also dorsalwärts, gerichtet.

Kantenbilder zeigen, dass der hintere Kopfrand stark verdickt und ausgekerbt, bzw. mit einer Querrfurche versehen ist.

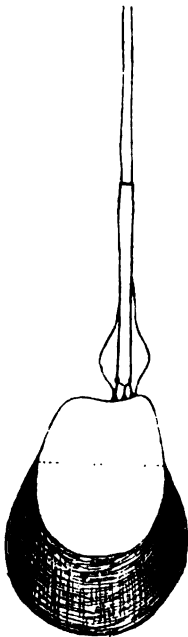


Fig. 6. Spermium vom Meerschweinchen. Das hintere Schwanzende ist weggelassen.

Der Hals wird in der Flächenansicht jederseits begrenzt durch zwei feine, mit Eisenhämatoxylin schwarz färbbare Fäden, die gegen den Schwanz hin etwas konvergieren; mitten zwischen diesen sieht man noch einen dritten Faden verlaufen. Alle drei Fäden beginnen am Kopf mit knötchenartigen Verdickungen, die sich in gleicher Weise wie die Fäden mit Eisenhämatoxylin schwarz tingieren. Die beiden seitlichen Fäden enden am Schwanz mit ähnlichen, mehr oder weniger deutlichen Verdickungen, welche hinter dem Beginn der Spiralhülle in diese eingelagert sind.

Kantenbilder zeigen, dass die drei Knöpfe, mit welchen die Fäden am Kopf beginnen, angeheftet sind an dem ventralwärts von der Querrfurche des hinteren Kopfendes gelegenen Wall, und dass von dem mittleren derselben nicht nur ein einziger Faden, wie es nach den Flächenansichten den Anschein hat, sondern in Wirklichkeit zwei Fäden divergierend (nach hinten und ventral und nach hinten und dorsal) ausgehen; ferner dass auch diese Fäden (wovon in Flächenansichten

¹⁾ Nach Jensen sollten beide Körnchen hinter einander liegen.

nichts wahrzunehmen ist) am Verbindungsstück hinter dem Beginn der Spiralhülle mit leichten Verdickungen endigen (s. Fig. 16 k auf pag. 488).

Auf Grund dieser und meiner früheren (98. 1) Beobachtungen kam ich zu dem Schluss, dass bei allen Säugetierspermien zwei Halsknöpfe, ein vorderer und ein hinterer, existieren, die noch wieder in mehrere, nebeneinander gelegene Teile zerlegt sein können. Beide Knöpfchen bzw. ihre Teilstücke sind entweder nur durch eine klare Zwischensubstanz (wie in der schematischen Fig. 7) oder aber ausserdem durch feine Fäden verbunden, die aus derselben Substanz wie die Knöpfchen bestehen. Ballo-witz hatte die den Hals durchsetzenden Fäden bereits vor mir gesehen, hatte aber angenommen, dass sie Fortsetzungen des Achsenfadens seien, der durch den Hals hindurchgeht und durch Vermittelung von Endknöpfchen am Kopf inseriert. Ich konstatierte dagegen, dass der Achsenfaden stets am hinteren Halsknopf oder seinen Teilen endigt. — Schon oben habe ich erwähnt, dass Waldeyer den hintern Knopf dem Verbindungsstück zurechnet und dass er die zwischen vorderem und hinterem Halsknopf, bzw. ihren Teilen ausgespannten Fäden als „Centrosom-fäden“ bezeichnet.

Was den Schwanzfaden anlangt, so habe ich auf Grund bestimmter Beobachtungen, die ich bei der Untersuchung der Spermio-genese (s. unten pag. 487–488) gemacht habe, die Vorstellung gewonnen, dass unmittelbar auf dem Achsenfaden eine Hülle liegt, welche im Bereich des Verbindungsstückes sehr dünn ist und am hinteren Ende desselben unter plötzlicher Verdickung in die Hülle des Hauptstückes übergeht. Dieser Hülle ist im Bereich des Verbindungsstückes die seit längerem bekannte Spiralhülle (Jensen, Ballo-witz) aufgelagert. Eine weitere Hülle von cytoplasmatischer Natur, welche ausser dem Verbindungsstück auch noch den Hals umgiebt, ist (99) zum erstenmal von mir beschrieben worden. Sie inseriert vorn am Kopf und schliesst hinten mit dem

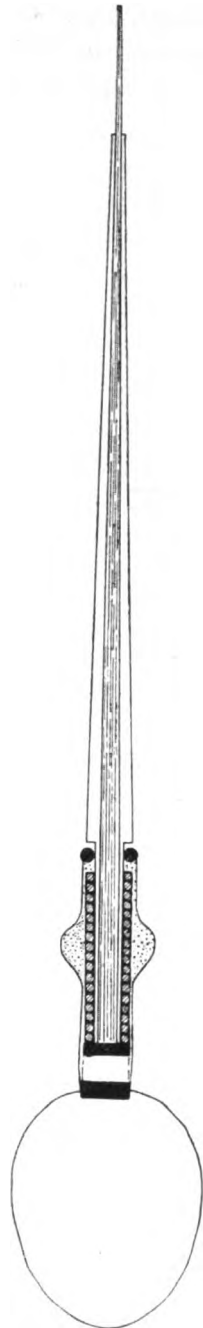


Fig. 7.

Schema eines Säugetierspermiums.

hinteren Ende des Verbindungsstückes ab. Sie ist am besten an solchen Spermien zu studieren, an denen ihre Aussenwand von der Oberfläche der Spiralhülle noch durch einen grösseren Zwischenraum getrennt ist (vergl. Fig. 16k auf pag. 488). Eine Auftreibung dieser Hülle ist der zuerst 1837 von Dujardin beschriebene „Schwanzanhang.“

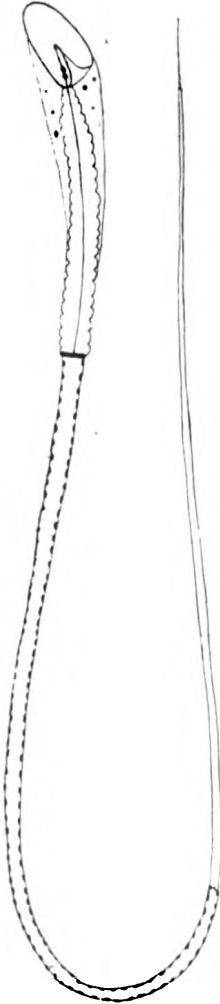


Fig. 8. Spermium vom
Phalangista vulpina
(nach v. Korff).

Die Resultate, zu denen Schoenfeld (00) in einer vorläufigen Mitteilung hinsichtlich des Baues der Stierspermien gekommen ist, stimmen mit den meinigen sehr wenig überein. Schoenfeld unterscheidet Kopf, Verbindungsstück und Schwanz. Der Kopf zeigt hinten einen durch Eisenhämatoxylin schwarz färbbaren Rand, welcher von dem Hilus von Jensen durchbohrt wird. Die Schwarzfärbung wird durch eine Substanz bedingt, welche von der einen Hälfte des proximalen Centrakörpers abstammt. Das Verbindungsstück beginnt mit einem (aus der anderen Hälfte des proximalen Centrakörpers hervorgegangenen) Endknopf, von welchem der Achsenfaden ausgeht. In unmittelbarer Nachbarschaft des Endknopfes liegt ein Ring bzw. Halbring; ein zweiter ebensolcher Ring findet sich am hinteren Ende des Verbindungsstückes. Beide Ringe sind aus dem distalen Centrakörper hervorgegangen. Das Verbindungsstück selbst (zwischen diesen beiden Ringen) wird gebildet von einem langen Cylinder von cytoplasmatischer Reaktion, welcher von einem feinen Spiralfaden umgeben ist. Um den Endknopf als Centrum liegt eine deutlich abgegrenzte hyaline Kugel, von der nur die proximale Hälfte und die Membran durch Eisenhämatoxylin färbbar ist. Diese Kugel vereinigt Kopf und Verbindungsstück.

Nach einer Arbeit von v. Korff (02), welche die Histogenese der Spermien des Beutelfuchses (*Phalangista vulpina*) behandelt, stelle ich folgendes Bild des reifen Phalangistaspermiums zusammen (Fig. 8). Am Kopf unterscheidet man in der Flächenansicht einen „vorderen zugespitzten“ und einen „hinteren stumpfen Pol“. Der Schwanzfaden inseriert nicht an diesem letzteren, sondern auf der einen Fläche des Kopfes und zwar in deren Mitte. Der

hintere Teil dieser Fläche, von der Insertionsstelle des Schwanzfadens an, trägt eine Längsfurche, welche vom Ansatz des Schwanzfadens bis zum hinteren Kopfrand immer tiefer und breiter wird.

Eine Kopfkappe ist an den reifen Spermien nicht vorhanden (vergl. auch Fürst 1887); dagegen findet sich auf derjenigen Kopffläche, welche dem Schwanzfadenansatz gegenüberliegt, nahe der Spitze eine stärker färbbare rundliche Scheibe, welche bis zu dieser vorragt.

Zwischen dem Kopf und dem Verbindungsstück des Schwanzes ist ein aus Centralkörpersubstanz gebildeter Faden eingeschaltet, der am Kopf mit einem Knöpfchen beginnt und hinten mit zweien, die hintereinander liegen, endet.

Broman (02. 3) schickt seiner Beschreibung atypischer menschlicher Spermien eine Schilderung der normalen voraus. Dabei erwähnt er eine Varietät der Kopfform, auf welche Referent ihn, wie er mitteilt, schon vor Jahren aufmerksam gemacht hat. Dieselbe besteht darin, dass der hintere Kopfpol in einen Stiel ausgezogen ist; dadurch erhält der Kopf das Aussehen einer Feldflasche. Von solchen Spermien hat Broman 10 auf 100 zählen können.

Weiter beschreibt Broman, dass die „Halsknöpfe“ auch beim Menschen in kleinere Körner zerlegt sind, welche durch Stränge miteinander in Verbindung stehen, in etwa derselben Weise, wie Referent dies bei den Meerschweinchenspermien beschrieben hat. Broman hat sich an Präparaten, deren Färbung besonders distinkt geworden war, davon überzeugen können, dass der vordere Halsknopf konstant in zwei Körner zerlegt ist. Auch sieht es bisweilen so aus, als ob dasselbe mit dem hinteren Halsknopf der Fall wäre; da letzterer aber in den Präparaten nicht gut von der Spiralhülle abgegrenzt ist, kann Broman sich hierüber nicht bestimmt äussern.

5. Atypische Spermien.

Broman hat in mehreren Arbeiten bei verschiedenen Tieren (Bombinator, Salamander, Haifisch) und beim Menschen die physiologisch vorkommenden atypischen Spermien untersucht, welche, wie auch Ballowitz kürzlich (02) betont hat, „als eminent wichtig die grösste Beachtung verdienen“.

Eine von Broman (02. 3) in seiner letzten Arbeit gegebene umfassende Zusammenstellung aller ihm bekannt gewordenen Litteraturangaben über atypische Spermien zeigt, dass derartige Bildungen schon sehr zahlreich beschrieben worden sind. Broman aber ist der erste, welcher sich

eingehend mit ihnen beschäftigt, sie klassifiziert und vor allem ihre Genese aufgeklärt hat (vergl. unten pag. 498).

Nachdem Broman (00. 3) bei Bombinator neben den normalen zunächst ausschliesslich Riesenspermien beobachtet hatte, die mit zwei Schwänzen und einem von zwei Spiessen durchdrungenen Kopf versehen waren, unterscheidet er in einer folgenden Arbeit (02. 2) auf Grund eines sehr umfangreichen Materials vom Salamander, Haifisch und Menschen drei Hauptarten von atypischen Spermien: 1. Spermien, welche nur durch die Grösse von den normalen differieren (Riesen- und Zwergspermien); 2. Spermien, welche einen einfachen Kopf, aber zwei oder mehr Schwänze haben; 3. Spermien mit zwei oder mehr Köpfen. Diese Spermien können entweder ein- oder mehrschwänzig sein.

Die Riesen- oder Zwergspermien unterscheiden sich von den normalen Spermien nur durch bedeutendere oder geringere Grösse des Kopfes; ihre Schwänze haben etwa normale Grösse. Bei Salamander und Haifisch hat Broman keine reifen Riesen- oder Zwergspermien gefunden, hat aber mehrmals ihre Entwicklungsformen gesehen.

Zweischwänzige einköpfige Spermien (oder deren Entwicklungsformen) hat Broman ausser bei Bombinator auch bei Salamander und Haifisch und beim Menschen in solchen Mengen gefunden, dass er diese Form der stärker atypischen Spermien als die gewöhnlichste bezeichnet¹⁾.

Echte zweiköpfige einschwänzige Spermien sind (nach Bromans vervollständigten Angaben, 02. 3) sehr selten. Broman hat sie nur beim Menschen und in allen von ihm untersuchten Präparaten nur dreimal gefunden. Zweischwänzige zweiköpfige Spermien finden sich im menschlichen Sperma nur etwa 1 auf 10000 normale. Einmal hat Broman eine menschliche dreischwänzige, dreiköpfige Spermie gesehen.

Zu diesen drei Hauptarten atypischer Spermien fügt Broman in einer soeben erschienenen Mitteilung (02. 3) noch eine vierte Hauptart nach Untersuchungen am Menschen hinzu: Spermien, welche zwar normal-gross und einfach sind, aber durch die abnorme Form eines einzelnen Teiles von den normalen Spermien abweichen. Es ist Broman gelungen, eine erstaunliche Menge derartiger Abweichungen zusammenzustellen, von denen ich hier die folgenden anführe.

Eine grosse Reihe atypischer Spermien kommen dadurch zustande,

¹⁾ Ballowitz (02) hatte darauf aufmerksam gemacht, dass er schon lange vor Broman zweischwänzige, nur mit einem Kopf versehene Spermien aufgefunden und als einen regelmässigen, wenn auch selten vorkommenden Bestandteil des normalen Spermas der Säugetiere erkannt habe. Demgegenüber weist Broman (02. 3) darauf hin, dass Retzius, Cutler und Bertacchini schon vor Ballowitz solche Spermienformen beschrieben haben.

dass die Köpfe mehr oder weniger stark ausgezogen sind. Viele von diesen sowohl langköpfigen wie breitzköpfigen Spermien sehen im übrigen ganz normal aus und sind vielleicht nur als normale Spermienvarietäten zu betrachten. Viele atypische Kopfformen entstehen ferner durch abnorme Vakuolenbildung. Kleinere Vakuolen sind bekanntlich auch in den Köpfen lebender, normaler Spermien zu sehen; wenn die Vakuolisierung aber zu grösseren Asymmetrien führt, muss sie als pathologisch bezeichnet werden.

Die Spiralhülle des Verbindungsstücks kann entweder besonders stark oder ungewöhnlich schwach entwickelt sein. Im ersteren Falle wird oft auch das Kopfhinterende von dieser Hülle umgeben. Bisweilen beobachtet man, dass die Spiralhülle nur die halbe normale Länge (oder noch weniger) hat. In selteneren Fällen scheinen die Mitochondrien sich zu keiner Spiralhülle vereinigt zu haben oder sogar zu fehlen.

Die Cytoplasmahülle von Hals und Verbindungsstück kann zuweilen besonders abundant sein; bei den stärker atypischen Spermien enthält sie oft Chromatinreste.

Die Hülle des Schwanzhauptstücks kann entweder zu stark ausgebildet sein oder mehr oder weniger vollständig fehlen. Die Länge des ganzen Schwanzes variiert im allgemeinen nur binnen sehr enger Grenzen (45–50 μ).

Was die Häufigkeit atypischer Spermien beim Menschen anlangt, so hatte Broman sie, bez. ihre Entwicklungsformen bei allen sechs von ihm damals (02. 2) untersuchten gesunden Männern gefunden. Neuerdings (02. 3) haben v. Bergen und er Ausstrichpräparate von noch sieben weiteren Männern untersucht und in allen die Anwesenheit von atypischen Spermien konstatieren können. Demnach kann es keinem Zweifel unterliegen, dass atypische Spermien physiologisch vorkommen.

Hinsichtlich der Frage nach der möglichen Bedeutung der atypischen Spermien muss ich auf die Originalarbeiten verweisen.

II. Histogenese der Spermien.

1. Einleitung.

Als Einleitung zur Besprechung der Arbeiten über Histogenese der Spermien gebe ich besonders für solche Leser, welche dem Gegenstand ferner stehen, eine kurze Übersicht über die verschiedenen Bestandteile der als Spermatiden bezeichneten Zellen, durch deren Umwandlung die Spermien entstehen.

Die Zellsubstanz der Spermatide enthält erstens einen runden Kern, dessen Chromatingerüst bei verschiedenen Tieren verschiedene Anordnung zeigen kann. Von diesem Kern ist seit langem bekannt, dass er sich zum Kopf des Samenfadens umwandelt.

Ein zweiter Bestandteil der Spermatide sind die Centralkörper oder Centriolen, irrtümlich (Referent, 02) als Centrosomen bezeichnet. Dieselben sind an einer Stelle unmittelbar unter der Zellperipherie gelegen; sie sind fast stets doppelt und fast überall so angeordnet, dass ihre Verbindungslinie senkrecht zur Zelloberfläche steht. Man kann daher, wie Referent es 1897 gethan hat, einen dem Kern näher gelegenen proximalen und einen distalen Centralkörper unterscheiden.

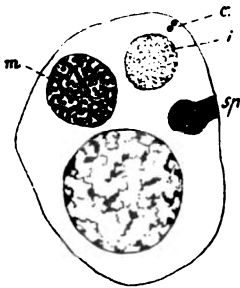


Fig. 9. Spermatide, schematisch. c Centralkörper, i Idiozom, m Mitochondrienkörper, sp Spindelrestkörper

Die Centralkörper der Spermatide sind zuerst 1896 von Moore bei Selachiern gesehen worden. Ihr Verhalten bei der Spermiogenese hat Referent im Februar des folgenden Jahres bei Salamandra zum ersten Mal genau beschrieben. — Schon vorher hatten Hermann bei Salamandra, Benda bei Säugetieren in späteren Entwicklungsstadien der Spermatide die Centralkörper abkömmlinge aufgefunden, ohne sie jedoch als solche erkannt zu haben.

Drittens findet sich in der Spermatide ein rundlicher Ballen einer schwer färbbaren Substanz, für welchen verschiedene Bezeichnungen (Archoplasma, Sphäre, Idiozom) in Anwendung gebracht sind. In den Auxocyten (d. h. in den Zellen der Wachstumsperiode), zuweilen auch in den Spermatogonien, umgibt diese Masse die Centralkörper als Hülle; in den Spermatiden dagegen bildet sie meistens einen Körper für sich, welcher in der Regel zwischen den Centralkörpern und dem Kern gelegen ist. Mit Bezug auf dieses Idiozom war zu der Zeit, zu welcher mein Bericht beginnt (Ende 1896), bereits seit längerem festgestellt, dass aus ihm diejenigen Gebilde hervorgehen, welche Waldeyer als Perforatorium zusammengefasst hat. In dem Idiozom tritt zuerst ein Bläschen auf, welches in seinem Innern ein färbbares Kügelchen enthält. Dieses Kügelchen fixiert sich, indem es bei verschiedenen Tieren verschiedene Formen annimmt, als neuerdings sogenanntes Akrosom an der Spitze des sich entwickelnden Kopfes. Das Bläschen bildet eine Hülle, welche das [Akrosom und ausserdem vielfach, besonders bei Säugetieren, auch noch den Vorderteil des Kopfes als sog. Kopfkappe umgibt.

Ein weiterer typischer Bestandteil aller Spermatiden sind spezifisch färbbare Körner, um deren Kenntnis sich Benda (97, 98. 1 u. 2) besondere Verdienste erworben hat. Benda bezeichnet sie als Mitochondrien, d. h. Fadenkörner (von *μυτος* Faden und *χονδριον* Korn), weil sie die Neigung haben, sich zu Fäden aneinander zu reihen. Die Mitochondrien liefern bei Säugetieren das Material zur Bildung der das Verbindungsstück umgebenden Spirale (v. Brunn, schon 1884, und neuerdings besonders Benda). In den Spermatiden von Wirbellosen sind sie (Referent, 1900) zu einem einzigen Körper vereinigt, welcher mit dem sog. Nebenkern identisch ist; von diesem haben Bütschli und v. la Valette St. George festgestellt, dass er eine Hülle um den Anfangsteil des Schwanzfadens bildet.

Inkonstant in Bezug auf sein Vorkommen und wahrscheinlich ohne Bedeutung ist der sog. chromatoide Nebenkörper. Er färbt sich sehr intensiv und in derselben Weise wie ein Nucleolus (v. Lenhossék, Referent); und erscheint es mir nicht ausgeschlossen, dass es sich tatsächlich um Nucleolenssubstanz handelt, die bei den Spermatocyten-teilungen aus dem Kern ausgestossen und im Cytoplasma liegen geblieben ist.

Als ein weiterer ebenfalls bedeutungsloser Einschluss ist der Spindelrestkörper anzuführen, welcher früher vielfach mit einem „Nebenkern“ zusammengeworfen wurde.

Gelegentlich kommen auch noch andere Gebilde unbekannter Natur in den Spermatiden vor.

2. Fische.

Eine Arbeit von F. Hermann (97) über Spermiogenese bei Selachiern (*Scyllium catulus*) hat folgenden Inhalt.

Was die Umformung des Spermatidenkernes in den Kopf des Spermiums betrifft, so stimmt Hermanns Beschreibung mit derjenigen seiner Vorgänger im wesentlichen überein.

Den Spiess des Spermiums lässt Hermann irrtümlicherweise aus der Kernmembran entstehen. Zunächst bildet sich nach ihm eine cirkumskripte linsenförmige Verdickung der Kernmembran. Hier soll dann eine kleine Flüssigkeitsvakuole aus dem Kern austreten, welche sich gleich darauf im Cytoplasma auflöst. Die Kernsubstanz verdichtet sich, die Kernmembran hebt sich überall mit einziger Ausnahme der verdickten Partie von dem eigentlichen Kern ab. An dieser Stelle setzt sich „die Begrenzungslinie des eigentlichen Kerns unter Bildung einer scharf konturierten und dunkel tingierten hakenförmigen Umschlags-

falte in die abgehobene Kernmembran fort.“ Der stark verdichtete Kern erscheint schliesslich wie an einem Stiel in einem lichten Raum suspendiert. Dieser aus der Kernmembran hervorgegangene Stiel ist es, welcher nach Hermann den Spiess bildet.

Ebenfalls unzutreffend sind Hermanns Angaben über die Entstehung des „Mittelstückes“. Hermann findet im Zelleib der Spermatiden ein kleines durch Halbierung der Centralspindel in den Anaphasen entstandenes Spindelchen, dessen einer Pol von einem „Centrosom“, der andere von der zu einem Kügelchen zusammengesinterten Hälfte eines Flemmingschen Zwischenkörperchens gebildet wird. Dieses Spindelchen stellt sich radiär zum Kern ein, und zwar so, dass das grössere der Polkörperchen, das halbierte Zwischenkörperchen, mit der Zellmembran verschmilzt. Der andere von dem Centrosom gebildete Spindelpol dagegen nähert sich immer mehr dem Kern und verschmilzt schliesslich mit ihm. Zwischen dem Centrosom und dem mittlerweile ringförmig gewordenen Zwischenkörperchen spannt sich, entstanden aus der Spindel, die Anlage des Achsenfadens aus, welcher letztere auch durch den Ring hindurch aus der Zelle herausgewachsen ist. Das innerhalb der Zelle gelegene Stück des Achsenfadens, welches den Kern mit dem Centrosom (Endknöpfchen) verbindet, ist die Anlage des Mittelstückes. Dieselbe besteht aus Fibrillenzügen.

Nachdem das Mittelstück seine definitive Länge erreicht hat, tritt nach Hermann eine Schlängelung desselben ein. Diese teilt sich auch dem Kopf mit und führt hier zu einer spiraligen Aufdrehung. Die Schlängelung besitzt an dem Kopfe eine linksansteigende, an dem Mittelstücke eine linksabsteigende Richtung. Im weiteren Verlauf bildet sich um das Mittelstück eine kortikale Mantelsubstanz. Der Prozess der Mantelbildung läuft in der Art ab, „dass sich, wohl von den Resten des ursprünglichen Protoplasmas der Spermatide abstammend, im Verlauf des Achsenfadens krümelige, färbbare Substanzbrocken auf demselben niederschlagen, die, zahlreicher werdend, untereinander durch eine schwächer tingible Zwischensubstanz verbunden werden und so das homogene, tingible Mittelstück des reifen Samenfadens bilden.“

Rawitz (98) bezeichnet „das Wesentliche der Hermannschen Darstellungen als unrichtig.“ Das gleiche kann man aber von Rawitz eigenen Ausführungen mit Fug und Recht ebenfalls sagen. Die Schwanzanlage ist nach Rawitz „plötzlich da“; über ihre Bildungsweise ist nichts zu erkennen. Sie erscheint als eine feine Linie, welche von der Mitte des hinteren Kernpoles bis an den Zellkontur reicht; „an letzteren setzt sie mit einer dreieckigen Verbreiterung an.“ „Von der Beteiligung

eines Centrosoma bei der Schwanzanlage ist keine Rede.“ Höchstwahrscheinlich ist sie ein Differenzierungsprodukt der Zellsubstanz.

Die „Sphäre“ liegt zuerst als ein kugeliger Körper „neben oder über der Schwanzanlage“; später erscheint sie längsgestreckt und wird von der Schwanzanlage, bzw. dem an den Kern anstossenden Teil derselben durchsetzt. Nach Rawitz soll aus ihr das Mittelstück des Samenfadens hervorgehen. Dass das Mittelstück des reifenden Spermiums eine Spiraldrehung zeigt, wie Hermann behauptet, nimmt Rawitz in Abrede.

Suzuki (98) ist der erste, welcher in einer aus dem hiesigen Institut hervorgegangenen Mitteilung die Entstehung des Mittelstücks



Fig. 10. Spermiogenese bei Selachiern (nach Suzuki).

bei Selachiern in zutreffender Weise geschildert hat. Suzuki findet, dass das Mittelstück bei den Selachiern ebenso wie bei Salamandra der Hauptsache nach aus dem einen der beiden, auch hier in der Zweifzahl vorhandenen Centralkörper hervorgeht (Fig. 10). Auch in den Spermatischen der Selachier liegen unter der Zelloberfläche zwei Centralkörper, deren Verbindungslinie senkrecht zu dieser gerichtet ist. Der distale von ihnen formt sich alsbald wachsend zu einer Scheibe um, welche später, indem sie in der Mitte durchbricht, ringförmig wird. Der proximale Centralkörper dagegen beginnt in die Länge zu wachsen in der Richtung auf den Kern zu. Sein distales Ende verharret an Ort und Stelle bei dem distalen Centralkörper; das andere freie oder proximale Ende dagegen verbindet sich schliesslich mit dem Kern. Auch nach diesem

Zeitpunkt schreitet das Längenwachstum des aus dem proximalen Centrakörper entstandenen Stabes noch weiter fort. Dieser Stab ist es, welcher allein oder jedenfalls zum bei weitem grössten Teil das Mittelstück des reifen Samenfadens bildet. Ob auch der Ring, wie bei Salamandra, sich an der Bildung des Mittelstückes beteiligt, darüber vermochte Suzuki keinen Aufschluss zu erhalten.

Zu demselben Resultat, dass das Mittelstück bei den Selachiern einem proximalen Centrakörper entspricht, ist gleichzeitig auch Benda (98. 2) auf Grund folgender Erwägungen gekommen. „Hermann“, sagt er, „beschreibt, dass das Korn (so bezeichnet Benda den proximalen Centrakörper) von dem an der Oberfläche verbleibenden Ring sich entfernt, als Endknopf mit dem Achsenfaden gegen den Kern wandert und sich hierbei der Achsenfaden durch Umlagerung eines Mantels zum Mittelstück verdickt. Hiergegen spricht erstens, dass in diesen ersten Stadien der Spermatidenmetamorphose in keiner Wirbeltierklasse Mantelbildungen auftreten, dass zweitens in keiner Wirbeltierklasse Korn und Ring so zeitig voneinander entfernt werden und dass drittens mit allen entsprechenden Färbungen das Mittelstück durchaus homogen in der Farbe des angeblich centralen Achsenfadens (Hermanns) sowie in der des angeblichen centrosomalen Endknopfes erscheint und sich an Dicke und Färbbarkeit von dem aus dem Ring hervorragenden Achsenfaden völlig unterscheidet. Ich behaupte aus diesen Gründen auf das entschiedenste, dass das gesamte stabförmige Mittelstück der Selachier dem mächtig ausgewachsenen vorderen Centrakörperchen entspricht.“

Was den Spiess anlangt, so stammt die Vakuole, welche die Anlage desselben einleitet, nach Benda nicht vom Kern (Hermann) sondern vom „Archoplasma“ (Idiozom) ab, wie schon Moore angegeben hatte. Immerhin will Benda Hermann darin Recht geben, dass eine gewisse Beteiligung des Kernes bei der Spiessbildung in dieser Tierklasse nicht ganz in Abrede zu stellen ist. Die Archoplasmavakuole senkt sich in den vorderen Kernpol ein und wird zuerst von einer Platte, dann von einer Krause verdichteter Kernsubstanz bedeckt. Eine ähnliche Erscheinung findet sich auch bei Lacerta, allerdings in erheblich geringerem Grade. Indes ist in beiden Fällen daraus noch nicht zu schliessen, dass wirklich Kernsubstanz selbst in den Spiess eintritt.

Broman (02. 1) hält es für wahrscheinlich, dass die Wachstumsrichtung des aus dem proximalen Centrakörper hervorgehenden Stabes durch einen vom Kernhinterpol ausgeübten Richtungsreiz bestimmt wird (positiver Karyotropismus; vergl. unten pag. 497).

3. Amphibien.

a) Urodelen. Die Histogenese der Samenfäden bei *Salamandra maculosa* habe ich (97. 1 und 2) im Anschluss an Flemming und

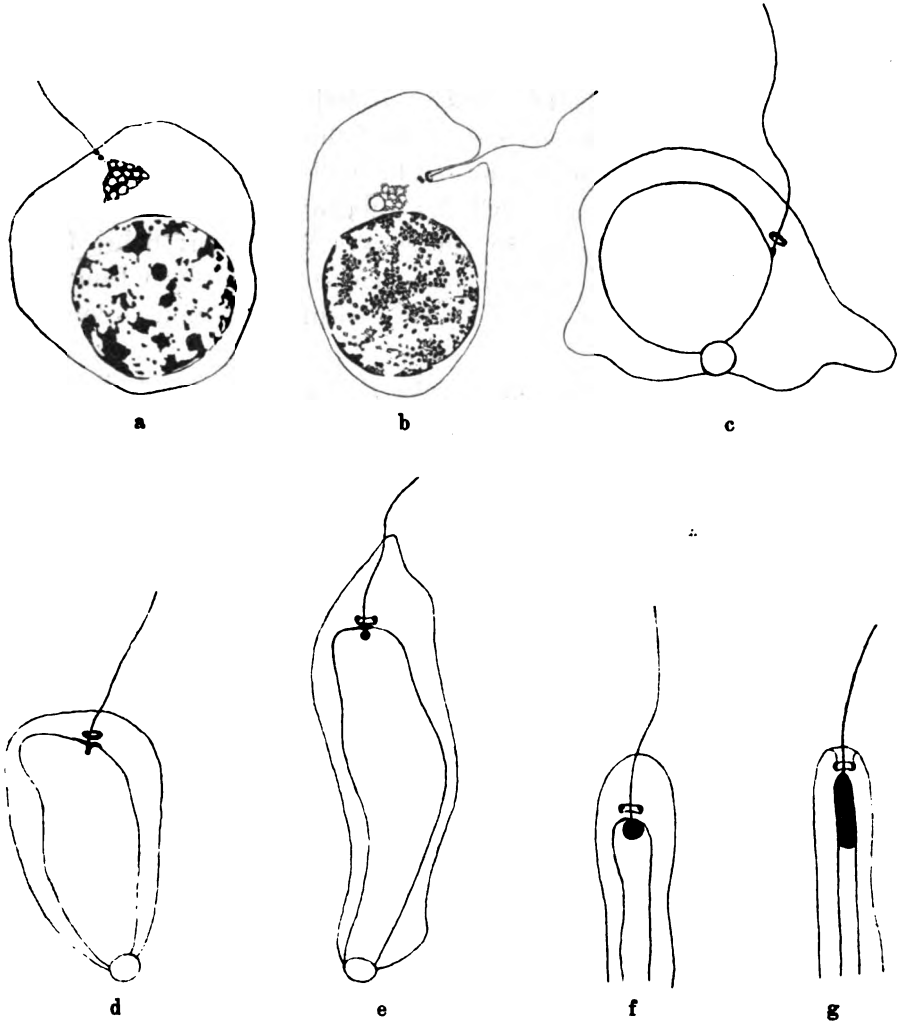


Fig. 11. Spermiogenese bei *Salamandra*.

Hermann untersucht und dabei folgende neuen Ergebnisse zu Tage gefördert.

Der ganze Vorgang lässt sich in drei Perioden einteilen.

Die ersten wahrnehmbaren Veränderungen der Spermatide spielen sich an den Centalkörpern ab. Die Centalkörper liegen, wie ich es bei *Salamandra* zuerst beschrieben und wie es sich seitdem als allgemeine

Regel ergeben hat, in den jüngsten Spermatiden unmittelbar unter der Zellperipherie und zwar so, dass ihre Verbindungslinie senkrecht zu dieser steht. Im Beginn der ersten Periode wächst zunächst von dem „distalen“ Centralkörper, welcher an die Zellwand anstösst, ein feines Fädchen aus, das die erste Anlage des Schwanzfadens darstellt (Fig. 11 a). Weiterhin werden die Centralkörper gegen das Centrum der Zelle zu verlagert; dabei wird die Zelloberfläche von derjenigen Stelle aus, wo ihr der distale Centralkörper anlag, gegen das Zellinnere eingestülpt. Diese Einstülpung trägt an ihrem zugespitzten Ende die Centralkörper und umhüllt scheidenartig den Anfangsteil des jungen Achsenfadens. Gleichzeitig erfahren die Centralkörper ein starkes Wachstum; dabei formt sich der distale zunächst in ein Scheibchen, später in einen Ring um, während der proximale zu einem kurzen, leicht gekrümmten Stäbchen heranwächst (Fig. 11 b).

In den jüngsten Spermatiden findet sich zwischen Centralkörpern und Kern ein homogener Ballen von Idiozoms substanz, welcher mit dem von Hermann auf späteren Stadien beschriebenen farblosen Bestandteil des Nebenkerns identisch ist. In ihm werden eine grössere Anzahl kleiner heller Bläschen sichtbar, unter denen später ein grösseres auftritt, welches wahrscheinlich durch Verschmelzung mehrerer kleinerer entstanden ist. Dieses letztere nimmt immer mehr an Grösse zu. Die Sphärensubstanz erscheint schliesslich dem gross gewordenen Bläschen an der einen Seite lunulaartig angelagert.

Mit dem Beginn der zweiten Periode beginnt der Spermatidenkern sich zum Samenfadenskopf umzubilden, in einer Weise, die bereits von Flemming sehr genau beschrieben worden ist; meine Untersuchungen haben mir über diesen Punkt wenig Neues ergeben.

Gleichzeitig lagert sich das aus dem proximalen Centralkörper hervorgegangene Stäbchen dem hinteren Kopfpol unter Abplattung an (Fig. 11 c) und treibt einen Zapfen ins Kerninnere hinein (Fig. 11 d). Dieser Zapfen schwillt rasch ausserordentlich stark an, zunächst zu einer Kugel, später zu einem cylindrischen Körper, welcher letztere die von mir sog. vordere Partie des Mittelstückes darstellt (Fig. 11 e—g).

Indem die Zelle sich stark in die Länge streckt, wird die (in Fig. 11 c—f hier nicht sichtbare) Einstülpung der Zellsubstanz, an deren Spitze der ringförmige Körper liegt, mehr und mehr ausgekrämpt. Schliesslich liegt der Ring unmittelbar an der Zelloberfläche, an welcher er die Einfassung eines Loches der Zellwand bildet.

Das Idiozombläschen hatte bis zu dem Augenblick, wo der proximale Centralkörper sich mit dem Kern in Verbindung setzte, in der

Nachbarschaft der Centrialkörper bez. ihrer Derivate gelegen. Von diesem Augenblick entfernt es sich von ihnen, indem es an der Kern-peripherie herumrückt, wobei der ihm noch anliegende kleine Rest von Idiozomsubstanz meistens völlig schwindet. Nach einer verschieden weiten Wanderung lagert es sich in einer Delle dem Kern an, an einer Stelle, welche später zum Vorderende des Kopfes wird.

Mit dem Auftreten der Kopflängsstreckung tritt das Idiozombläschen dann durch die Zellwand hindurch und aus der Zelle heraus. Schliesslich liegt es vor der ganzen Zelle am Kopfende des heranwachsenden Samenfadens. Durch weitere Umwandlung geht aus ihm der sog. Spiess hervor, und zwar in folgender Weise. Soweit Kern und Idiozombläschen einander anliegen, tritt zwischen ihnen eine dünne Schicht einer Substanz auf, die sich mit Eisenhämatoxylin intensiv schwarz färbt. Nach den mir vorliegenden Bildern hält es schwer zu entscheiden, ob diese Substanz zum Kern oder zum Idiozombläschen gehört. Jedoch möchte ich glauben, dass sie aus dem Inhalt des Sphärenbläschens abgeschieden wird, in ähnlicher Weise wie das „färbbare Korn“ (Akrosom), dessen Auftreten in der aus dem Idiozom hervorgegangenen „Vakuole“ Benda bei Säugetieren zuerst beschrieben hat. Diese Schicht erhebt sich gegen das Centrum des Idiozombläschens in Form eines Kegels, von dessen Spitze ein feines Fädchen ausgeht. Aus dem Kegel geht der sog. Innenkörper, aus dem Bläschen die sog. Mantelschicht des Spiesses hervor.

Eine dritte und letzte Periode der Entwicklung datiere ich von dem Auftreten des Flossensaumes, welcher sich mit verdicktem, von dem Randfaden gebildetem Rande kammartig in ganzer Länge auf dem Achsenfaden erhebt.

Bald nachdem der Flossensaum zuerst aufgetreten ist, beginnt auch die Bildung der sog. Mantelschicht des Achsenfadens; man vergleiche hierzu zunächst, was oben pag. 444 über den Bau des Schwanzfadens des reifen Spermiums gesagt ist. Die Bildung der Mantelschicht geht in der Weise vor sich, dass sich Zellsubstanz an der Bauchseite des Achsenfadens herunterzieht. Dabei wird der Ring zunächst pessarförmig um-

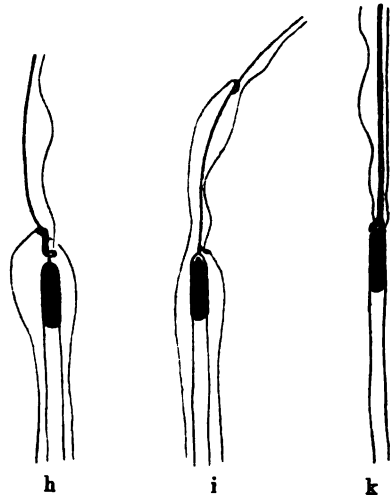


Fig. 11. Spermiogenese bei Salamandra.
Fortsetzung.

gestaltet (Fig. 11 h); auf einem folgenden Stadium reißt er in der Mitte durch. Von den beiden Hälften liegt die eine auf der dorsalen, die andere auf der ventralen Seite des Achsenfadens. Die dorsale bleibt mit kaudalwärts umgebogenen, dem Achsenfaden angelagerten Enden an Ort und Stelle liegen. Die ventrale Ringhälfte dagegen wandert mit der Zellsubstanz an der Bauchseite des Achsenfadens entlang, wobei ihre beiden freien Enden auf dem Achsenfaden gleiten (Fig. 11 i). Sie erreicht aber nicht das Ende des Achsenfadens, sondern bleibt vorher liegen an einer Stelle, welche die Grenze zwischen Hauptstück und Endstück des Schwanzes bezeichnet. Die liegen gebliebene Ringhälfte dagegen lagert sich dem cylindrischen Körper hinten auf und bildet mit ihm zusammen das Mittelstück.

Eine von der meinigen abweichende Darstellung des Vorgangs hat Hermann (97) nach Kenntnisaufnahme meiner vorläufigen Mitteilung (97. 1) in seinen „Beiträgen zur Kenntnis der Spermatogenese“ gegeben. Er kommt darin zu folgenden Resultaten.

Die Spermatide besitzt nur einen einzigen Centalkörper („Centrosom“, Hermann), welcher sich bis nach seinem Eindringen in den hintern Kernpol niemals anders wie als Kügelchen präsentiert. Dieses Kügelchen bildet das Mittelstück nicht in der von mir beschriebenen Weise, indem es sich durch Wachstum kolossal vergrößert, sondern indem es sich mit einer Mantelhülle umgibt. Der ringförmige Körper stammt von einem Flemmingschen Zwischenkörperchen ab. Die Teilung des Ringes und die Bildung einer Mantelschicht um den Achsenfaden verläuft wesentlich anders als wie ich es beschrieben habe.

Demgegenüber habe ich 1899 Gelegenheit genommen, meine Beschreibung zu verteidigen. Eine Erwiderung von seiten Hermanns ist nicht erfolgt.

Benda (98. 2) teilt mit, dass er von Triton eine vollständige Beobachtungsreihe über das Verhalten der Mitochondrien besitze, die sich mit meinen Beobachtungen über Mittelstück- und Flossensaumbildung bei Salamandra decken. Die Mantelbildung hat nichts mit der Entstehung des Flossensaums zu thun, der aus einem eigenen Geisselfaden entsteht. Dagegen schiebt sich auf dem Rücken des Achsenfadens nach dem hinteren Geisselende ein Zipfel des Zelleibes vor, der dicht mit Körnern gefüllt ist. Aus diesen entwickelt sich eine bisher noch nicht gesehene, äusserst dicht gewundene, sehr feinfädige Spirale, die fast die ganze Länge des Achsenfadens umgibt.

Mc Gregor (99) hat aus dem Wilsonschen Laboratorium eine

sehr genaue Untersuchung über die Spermatogenese von *Amphiuma* veröffentlicht.

Aus der Beschreibung der Kopfbildung bei *Amphiuma* hebe ich nur hervor, dass, kurz bevor der Kern seine kugelige Gestalt aufgibt und Birnform annimmt, eine Masse von dichtem Chromatin an seinem hinteren Pol sichtbar wird.

Während es bei *Salamandra* dahingestellt bleiben musste, ob das gesamte Perforatorium aus dem Kern entsteht, lässt sich dies bei *Amphiuma* bestimmt nachweisen. Das Idiozom liegt zunächst zwischen den Centrialkörpern und dem Kern und ist mit dem tieferen (proximalen)

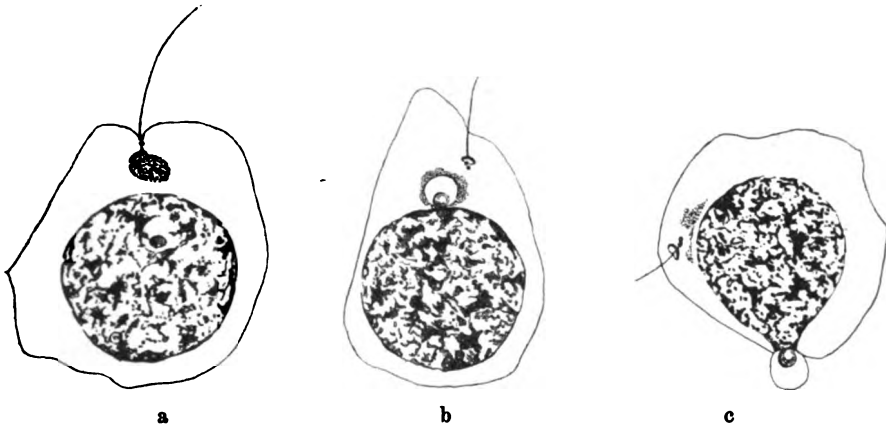


Fig. 12. Spermiogenese von *Amphiuma* (nach Mc Gregor).

der beiden Centrialkörper durch eine schmale Brücke von Idiozomsubstanz verbunden.

Im Innern des Idiozoms treten dann ein oder mehrere Bläschen auf, welche von ihrem ersten Erscheinen an ein Körnchen enthalten¹⁾. Bläschen und Körnchen nehmen an Grösse zu. Schliesslich konfluieren die Bläschen zu einem einzigen; die Körnchen bilden einen kompakten Körper, das Akrosom. Beide, Bläschen und Akrosom, lagern sich dann an der nächstliegenden Stelle der Kernmembran an. Indem der Kern birnförmig wird, tritt das Bläschen aus der Zelle heraus. Das Akrosom nimmt schliesslich die Form eines langen Kegels an, welcher von dem gleichfalls in die Länge gestreckten Bläschen umschieden wird.

Die Centrialkörper der Spermatide haben bei *Amphiuma* die gleiche Lage, wie Referent es bei *Salamandra* beschrieben hat. Der distale von

¹⁾ Bei *Cryptobranchus* und *Desmognathus* erscheinen die Vakuolen leer, in derselben Weise, wie Referent es für *Salamander* beschrieben hat.

ihnen, von welchem der junge Achsenfaden auswächst, liegt, scheibenförmig abgeplattet, am Boden einer geringen trichterförmigen Einziehung der Zellperipherie. Später wandelt er sich in einen Ring um, welcher den Achsenfaden umgiebt. Der Achsenfaden selbst verbindet sich mit dem proximalen Centralkörper.

Mc Gregor glaubt aber nicht — was in der That schwierig ist,

sich vorzustellen — dass dabei eine direkte Übertragung der Anheftung stattfindet. Er beschreibt vielmehr, dass vor der Entstehung des Ringes beide Centralkörper durch ein kurzes Verbindungsstück vereinigt sind. Der Ring stellt wahrscheinlich nur den verdickten und abgetrennten Rand der aus dem distalen Centralkörper hervorgehenden Scheibe dar; das Centrum der Scheibe besteht weiter und übernimmt es, die Verbindung zwischen dem Achsenfaden und dem proximalen Centralkörper herzustellen.

Der proximale Centralkörper nimmt Hantelform an.

Während diese Vorgänge sich an den Centralkörpern abspielen, hat sich das Idiozombäschen und das in ihm enthaltene Akrosom mit dem Kern verbunden. Ein Teil des Idiozoms, der nicht zur Bildung des Perforatoriums verwandt ist, wandert nun nach Mc Gregor,

zusammen mit den Centralkörpern, um den Kern herum und lagert sich an dessen hinteren Pol der Kernmembran an. Unter der Idiozomsubstanz, zwischen ihr und der Kernmembran, wird dann eine tief färbare Masse sichtbar, die wahrscheinlich von der Idiozomsubstanz abstammt (Fig. 12d). Zuerst ist sie dünn und flach, später wird sie halbkugelig, schliesslich rundet sie sich zu einem Kügelchen ab (Fig. 12e).

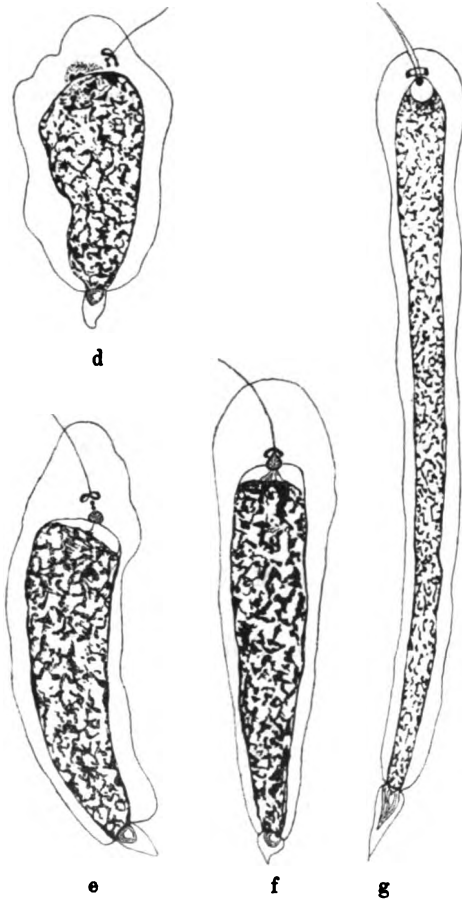


Fig. 12. Spermiogenese von *Amphiuma* (nach Mc Gregor). Fortsetzung.

Dieses Kügelchen bleibt nach seiner Entstehung zunächst noch eine Zeitlang ausserhalb des Kerns liegen. Später wandert es durch die Membran hindurch in den hinteren Kernpol ein. Gleichzeitig bettet sich der proximale Centralkörper als Endknopf des Achsenfadens in das Kügelchen ein. Das Kügelchen wächst dann sehr schnell heran, wobei es sich zu einem kurzen Cylinder umformt.

Der aus dem distalen Centralkörper hervorgegangene Ring stellt sich nunmehr schief zum Achsenfaden, verlängert sich dann und nimmt in Seitenansicht die Form eines S (Pessarform) an. Von den beiden Bügeln des Pessars bleibt der eine in der Nähe des Mittelstückes liegen, der andere dagegen rückt immer weiter gegen das Schwanzende zu vor, wobei die zwischen beiden Bügeln gelegene Partie des Pessars sich immer stärker verlängert. Nachdem der Ring sich auf diese Weise ein grosses Stück am Achsenfaden entlang ausgedehnt hat, ist er sehr dünn geworden und hat seine Färbbarkeit verloren. Es scheint, als wenn der ganze Ring schliesslich mit dem Achsenfaden verschmilzt. Der dorsale Bügel bildet nicht, wie die dorsale Ringhälfte bei Salamandra, ein hinteres Segment des Mittelstückes; wenn er zuletzt unterscheidbar ist, scheint er im Begriff zu sein, mit dem Achsenfaden nahe dem Mittelstück zu verschmelzen. —

Wie man sieht, stimmen die Resultate, zu denen Mc Gregor bei *Amphiuma* gekommen ist, mit den von mir bei *Salamandra* erhaltenen in vielen und wesentlichen Beziehungen überein; jedoch ist besonders ein Differenzpunkt vorhanden, welcher von grosser Wichtigkeit ist.

Ich habe beschrieben, dass das Mittelstück bei *Salamandra* ganz aus Centralkörpersubstanz besteht. Mc Gregor dagegen nimmt an, dass es bei *Amphiuma* zum überwiegenden Teil von dem „Idiozomrest“ gebildet wird, in welchen sich der proximale Centralkörper einbettet.

Gegen diese Annahme spricht aber, dass noch kein einziger sicher konstaterter Fall bekannt ist, wo Idiozomsubstanz am hinteren Kernpol zur Verwendung gelangt. Speziell der „Idiozomrest“ geht in allen mir bekannten Fällen im Lauf der Spermiogenese spurlos unter. Auch Mc Gregor bringt keinen Beweis dafür bei, dass die Masse, welche bei *Amphiuma* auf Stadien wie Fig. 12 d, e hier in der Nachbarschaft der Centralkörperabkömmlinge dem hinteren Kernpol angelagert ist, tatsächlich, wie er behauptet, von dem Idiozom abstammt.

Wenn irgend ein Material zur Mantelbildung um den „Basalknopf“ des Achsenfadens, wie Mc Gregor den proximalen Centralkörper bezeichnet, in Betracht käme, so könnten es meines Erachtens nur die Mitochondrien oder ihre Derivate sein.

Das Mittelstück hat aber, wie ich an einem in meinem Besitz befindlichen Ausstrichpräparat reifer Spermien konstatieren konnte, bei *Amphiuma* (abgesehen von dem Fehlen eines hinteren Segmentes) völlig das gleiche Aussehen wie bei *Salamandra*. Ich kann daher nicht glauben, dass Mitochondrienderivate anders als vorübergehend am hinteren Kernpol auftreten. — Eine Aufklärung muss von weiteren Untersuchungen erhofft werden.

Ein Differenzpunkt von geringer Bedeutung, auf welchen ich hier noch eingehen möchte, ist folgender. Nach meiner Darstellung wandert das Idiozombläschen bei *Salamandra* zu einem gewissen Zeitpunkt um den Kern herum, die Centralkörper aber bleiben stationär. Mc Gregor dagegen will sich durch sorgfältiges Studium überzeugt haben, dass es bei *Amphiuma* das Idiozombläschen ist, welches an seinem ursprünglichen Platz verbleibt, während die Centralkörper wandern. Bei *Salamandra* ist man nun aber zu der von mir gemachten Annahme gezwungen, weil die Centralkörper an der Spitze einer Einstülpung der Zelloberfläche fixiert sind. Meines Erachtens ist nicht auszuschliessen, dass sie auch bei *Amphiuma* an Ort und Stelle verharren; das Idiozombläschen könnte, nachdem es sich der am nächsten liegenden Stelle des Kernes angelagert hat, an der Kernoberfläche herumgleiten oder aber der ganze Kern könnte um c. 180° rotieren, wie Broman (02. 1) es für *Selachier* annimmt.

Bertacchini hatte (98) nach Untersuchungen an *Triton* die Ansicht aufgestellt, dass die periphere Substanz des „Mittelstückes“ von einem Spindelrestkörper, der centrale Teil dagegen von den beiden Centralkörpern abstammt. Diese Ansicht hatten zuerst Referent (99), dann auch Mc Gregor (99) ablehnend kritisiert. Bertacchini giebt nun in einer Antikritik (00) zu, dass seine Meinung durch seine Präparate nicht bewiesen werde; er habe sie daher auch als zum grossen Teil hypothetisch hingestellt. Die Thatsachen, die ihn zu seiner Auffassung geführt hätten, seien folgende.

Erstens habe er nicht sehen können, dass die Spindelreste sich entgegen seiner Ansicht unabhängig von den Centralkörpern und den von ihnen ausgehenden Strahlungen erhielten. Zweitens nehme derjenige Komplex kleiner Organe, welcher das Mittelstück bilde, von Anfang an unweigerlich eine periphere Lage ein, was die Centralkörper nicht thäten. Ferner will Bertacchini am Ende der zweiten Reifungsteilung eine Rotation des Kernes beobachtet haben, in deren Gefolge das Polfeld mit den Centralkörpern der neugebildeten Zellmembran und dem Flemmingschen Zwischenkörperchen gegenüber zu liegen käme.

Schliesslich sei ihm für seine Auffassung die Struktur der Mittelstücksanlage massgebend gewesen. Die Mittelstücksanlage besteht nach Bertacchini am Ende der Telophase erstens aus einem der Zellwand anliegenden, mit Eisenhämatoxylin schwach färbbaren Kügelchen, welches von den im Zwischenkörperchen vereinigten Spindelfasern abstammt; zweitens aus einer ebenfalls schwach färbbaren, kreisförmigen Scheibe, an deren Rand an zwei einander gegenüberliegenden Stellen zwei kleine mit Eisenhämatoxylin stark färbbare Körnchen gelegen sind, welche Bertacchini als die Centralkörper der Spermatide deutet. Die Scheibe soll von der Substanz der Strahlen gebildet sein, welche in den Telophasen von den Centralkörpern ausgehen. Die beiden Centralkörper sollen weiterhin einen Zerfall in sehr zahlreiche, kleine Körnchen erfahren, welche sich auf den Rand der Scheibe verteilen und ihr das Aussehen eines Ringes verleihen.

Später verlässt die Mittelstücksanlage die Zellperipherie und wandert auf den Kern zu, wobei sie eine Drehung um 180° erfahren soll. Das Kügelchen dringt dann in den Kern ein, vergrössert sich immer mehr und bildet den grösseren Teil des Mittelstückes. Der Ring dagegen, welcher ausserhalb des Kerns bleibt, verkleinert sich und verliert mehr und mehr seine färbbare Substanz. Gleichzeitig tritt ein centraler Achsenkörper im Mittelstück auf.

Bertacchini bringt nun das Verschwinden der färbbaren Substanz des Ringes und das Auftreten des Achsenkörpers im Mittelstück miteinander in Zusammenhang und versichert, dass die Substanz der Centralkörper ins Innere des Mittelstückes eingedrungen ist.

Bertacchini fragt: Sind diese meine Schlussfolgerungen, welche auf Thatsachen basieren, unvernünftig? Unvernünftig, wird man ihm zugeben können, sind die Schlussfolgerungen nicht; aber die zu Grunde gelegten Thatsachen sind leider ausnahmslos irrtümlich. Soweit ich selbst die Umwandlung der Spermatiden in Spermien bei Triton verfolgt habe, stimmt sie in den wesentlichen Punkten mit meiner Beschreibung bei Salamandra überein. Was den von Bertacchini beschriebenen „Achsenkörper“ im Mittelstück anlangt, so ist sein Vorhandensein lediglich durch ungleiche Differenzierung („Spiegelfärbung“ im Sinne von Fischer) vorgetäuscht.

Janssens (01) beginnt eine sehr ausführliche Studie der „Spermatogenese bei den Tritonen“ mit einer Schilderung der Spermatogonien und Spermatocyten und ihrer Teilung. Die Umwandlung der Spermatide in den Samenfaden soll in einer weiteren Arbeit behandelt werden. Es steht zu hoffen, dass Janssens sich bei dieser Gelegenheit von der

Natur der Centrankörper als „individualisierter und vom Cytoplasma sozusagen unabhängiger Gebilde“ überzeugen wird; was ihm bei seinen bisherigen Untersuchungen nicht gelungen ist.

b. Anuren. Auf Grund der Beobachtungen, die ich zuerst beim Salamander und ferner (s. unten pag. 482—483) auch bei Mensch, Ratte und Meerschweinchen gemacht hatte, fand ich bei einer im übrigen grossen Verschiedenheit eine prinzipielle Übereinstimmung darin, dass der proximale Centrankörper und ein Teil des distalen unmittelbar hinter dem Kopf zu liegen kommen, während ein anderer Teil des distalen Centrankörpers in Form eines Halbringes oder Ringes nach hinten verlagert wird. Ich glaubte hierin ein allgemeines Verhalten der Centrankörper gefunden zu haben.

Benda hatte zwar schon (98. 2) mitgeteilt, dass die Anuren (*Rana*, *Bombinator*) nur geringfügige Verwendung der „Centrosomen“ zeigen, die fast in ihrer ursprünglichen Lage und Form verbleiben, sodass das „centrosomale Mittelstück“ nur kornartig erscheint.

Diese kurze Angabe liess es aber nicht ausgeschlossen erscheinen, dass auch bei den Anuren Teile des distalen Centrankörpers in Form eines Ringes oder Halbringes am Achsenfaden entlang nach hinten detachiert werden.

Dass dieses jedenfalls bei *Bombinator* nicht geschieht, wurde durch eine sehr genaue Untersuchung, die Broman (02. 2) von der Genese der sehr interessanten Spermien dieses Tieres gegeben hat, mit Sicherheit erwiesen.

In den jungen Spermatischen von *Bombinator* findet man nach Broman die unmittelbar unter der Zellwand gelegenen Centrankörper von einem Idiozom umgeben. Der proximale Centrankörper liegt etwa im Centrum, der distale an der Peripherie des Idiozoms. Der Faden, welcher von dem distalen Centrankörper auswächst, erscheint anfangs verhältnismässig kurz und dick, in einem nächsten Stadium länger und dünner, was wohl dadurch bedingt wird, dass er zunächst die Zellwand vor sich hertreibt. Dieser Faden stellt die erste Anlage des „Bewegungsfadens“ (s. oben pag. 416) dar.

Unmittelbar darauf werden die Centrankörper zusammen mit dem sie umgebenden Idiozom gegen den Kern zu verlagert, wobei man eine mehr oder weniger deutliche Strahlung um das Idiozom herum auftreten sieht. An der einen Seite des Idiozoms entsteht eine kleine Vakuole, die sich allmählich vergrössert, während die Idiozoms substanz gleichzeitig kleiner wird. Schliesslich lagert sich das Idiozombläschen mit dem ihm ansitzenden Idiozomrest, welcher die Centrankörper enthält, dem

Kern an; die Centrankörper treten in unmittelbare Verbindung mit der Kernwand.

Von diesem Zeitpunkt an rechnet Broman eine zweite Entwicklungsperiode, welche sich bis zum ersten Auftreten des Flossensaums erstreckt.

Nachdem das Idiozombälchen sich mit dem Kern verbunden hat, setzt der intracelluläre Teil des Bewegungsfadens sein Längenwachstum fort und wird zugleich deutlich dicker und wohl auch steifer. Während-

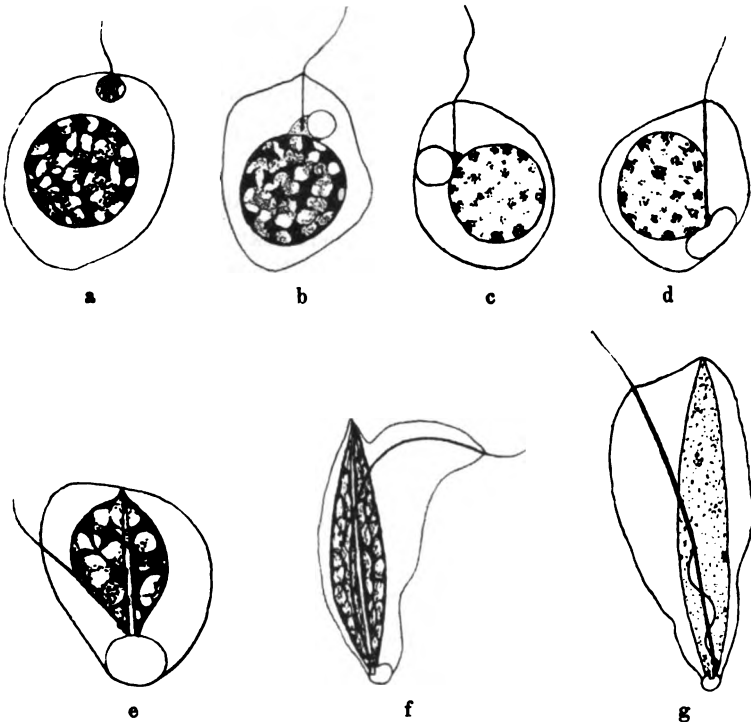


Fig. 13. Spermiogenese von Bombinator (nach Broman).

dessen rotiert der Kern um seinen Mittelpunkt in der Weise, dass die Anhaftungsstelle des Schwanzfadens, welche anfangs der Austrittsstelle benachbart war, ihr nunmehr gegenüber zu liegen kommt. Da der Schwanzfaden an der Austrittsstelle fixiert zu sein scheint, gewinnt es den Anschein, als wenn die Rotation des Kerns durch das Längenwachstum des Schwanzfadens bewirkt wird. Auf einem Stadium, wo diese Kernrotation etwa zur Hälfte vollführt ist, wächst von der Anheftungsstelle des Idiozombälchens ein Stab mitten durch den Kern hindurch nach hinten. Dieser Stab, den Broman auch an lebenden Spermatiden beobachten konnte, ist die Anlage des Spiesses. Es scheint, als wenn

er durch sein Längenwachstum den bis dahin runden Kern zwingt, sich zum Spermienkopf zu verlängern.

Wenn der Spermienkopf etwa seine halbe definitive Länge erreicht hat, tritt die erste Anlage des Flossensaums auf. Statt des einen dicken, intracellulären Fadens findet man zwei Fäden, einen dünneren und einen dickeren, welche, wie Querschnitte lehren, vermittelt einer dünnen Membran in Verbindung sind. Am vorderen und hinteren Ende des früher einfachen intracellulären Fadens bleiben beide Fäden miteinander direkt verbunden. Da der dünne Faden weiter in die Länge wächst, wird er gezwungen, sich in wellenförmige Biegungen zu legen und stellt nun samt der verbindenden Membran den Flossensaum dar. Der von ihm abgesprengte dickere und mehr gerade Faden ist der „Stützfaden“.

Am Anfang der dritten Periode beginnt das Idiozombläschen sich allmählich zu verkleinern. Der Spiess erstreckt sich nunmehr auch nach vorn mit einem dicken vorderen Ende in das Innere des Bläschens vor, und wird von der Wand des Bläschens, die sich mehr und mehr zusammenzieht, dicht bedeckt.

Der Kern, der am Anfang dieser Periode einfach spindelförmig war, wird später immer mehr in die Länge gezogen, wobei das Chromatin sich mehr und mehr verdichtet.

Am Ende der Entwicklung wird der grösste Teil des Cytoplasmas in Form eines Ballens abgeschnürt, wie Broman an lebenden Spermien direkt beobachten konnte.

Als Hauptergebnisse seiner Untersuchung hebt Broman am Schluss nochmals hervor,

dass die Centrankörper der Spermatide bei Bombinator im Laufe der Spermiogenese keine Formänderung erleiden;

dass es Spermien giebt, deren Centrankörper sich am vorderen Kopfe fixieren, ebenda wo die Idiozomsubstanz sich fixiert; und

dass dieses, eigentlich einfachere Verhältnis eben der Grund ist, warum die Spermien von Bombinator einen so alleinstehenden, merkwürdigen Bau haben.

Broman hat noch die Spermiogenese eines anderen Anuren, *Rana fusca*, unter besonderer Berücksichtigung der Centrankörper untersucht, hat darüber aber bisher nur gelegentlich (unter Beigabe von 8 Figuren) Bericht erstattet. Er beschreibt (Oz. 1, pag. 128 und Erklärung zu Fig. 28—35, pag. 127), dass der Kern der Spermatide den Centrankörpern ein kleines Zäpfchen („Empfängniszäpfchen“) entgegenstreckt, welches, nachdem es sich mit den Centrankörpern verbunden hat, wieder voll-

ständig eingezogen wird und dabei die Centralkörper mitnimmt. Die gleiche Beobachtung hatte Referent schon früher (98. 1) von der Ratte beschrieben.

Bei *Rana fusca* wandelt sich dann ein Teil des distalen Centralkörpers in einen Ring um, in einer Weise, die dem Vorgang bei Mensch

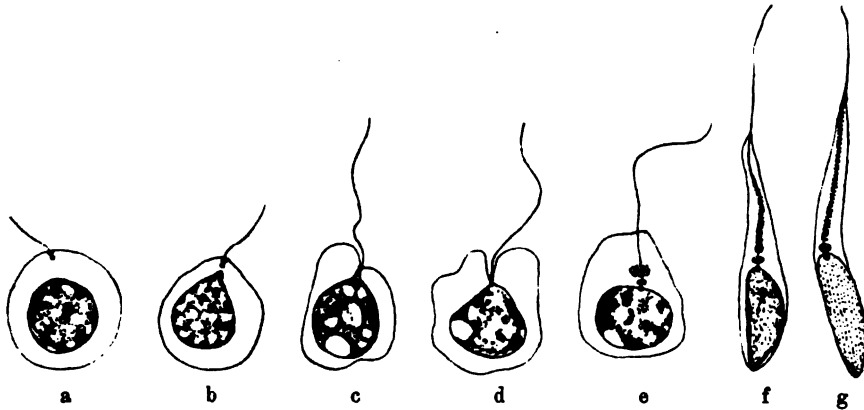


Fig. 14. Spermiogenese von *Rana fusca* (nach Broman).

und Ratte (laut Beschreibung des Referenten; s. unten pag. 482) entspricht. Dieser Ring verschwindet aber später in loco, ohne eine Wanderung ausgeführt zu haben. Bei Spermien, deren Kopf kaum die Hälfte der definitiven Länge erreicht hat, ist er nicht mehr nachzuweisen.

Eine ausserordentlich umfangreiche, mit 14 lithographierten Doppeltafeln ausgestattete Arbeit von Eisen (00) giebt von der Spermatogenese von *Batrachoseps* eine höchst detaillierte, aber mit dem Ende der zweiten Reifungsteilung abschneidende Darstellung. Die Schilderung der weiteren Vorgänge bleibt einer folgenden Abhandlung vorbehalten.

4. Sauropsiden.

Benda (98. 2) teilt über die Verwendung der Centralkörper beim Aufbau der Spermien von Sauropsiden folgendes mit. Bei *Lacerta* stellt sich das „Ringkorn“ zwischen Zellperipherie und dem nahe derselben gelegenen Kern ein; bis zum Schluss der Spermienmetamorphose erleidet es nur geringfügige Umwandlung; das Korn verschmilzt mit dem hinteren Kernpol. Bei *Fringilla* hat Benda die Centralkörper mit dem Achsenfaden, aber keinen deutlichen Ring aus dem hinteren Körperchen hervorgehen sehen. Dasselbe erscheint eher trichterartig. Das Korn bildet einen zuerst kegelförmigen, nachher geschlängelten, zwischen Kopfhauptstück und Geißel gelegenen Abschnitt, von dem die Geißel an-

fänglich seitlich entspringt. Dieser ist demnach als „centrosomales“ Mittelstück aufzufassen.

Nach Loisel (02; vergl. auch 01) kann man die Umbildung der Spermatiden in Spermien beim Sperling in zwei Perioden einteilen.

Die neugebildeten Spermatiden zeigen eine dichte perinukleare Plasmazone, welche ihrerseits noch wieder eine dichtere Partie, das Archoplasma enthält. Man sieht nun zunächst in diesem Archoplasma ein kleines Bläschen auftreten. Die Centrankörper liegen anfangs im Archoplasma; später verlassen sie dasselbe und bewegen sich an der Kernoberfläche entlang, um sich gegenüber dem Archoplasma-Bläschen zu fixieren. Letzteres wird immer grösser, indem Kernsaft in sein Inneres hinein abgeschieden wird. Es ist schliesslich einer grossen Delle des Kerns angelagert. Das Cytoplasma soll während dieser Periode eine allmähliche Verflüssigung seiner peripheren Partie erleiden; diese Verflüssigung vollzieht sich auf dem Wege der Vakuolisierung und endet (am Schluss der ersten Periode) mit dem Verschwinden der Zellgrenzen und der vollständigen Einschmelzung der vakuolisierten Partie.

Zweite Periode: Das Archoplasma-Bläschen wächst durch weitere Aufnahme von Kernsaft; es bildet zuerst eine Art Kegel, später einen cylindrischen Schlauch, welcher sich schliesslich spiralig aufwindet; es schliesst fast immer eine oder mehrere „chromatische Granulationen“ ein, welche nach Loisel geformte Ausscheidungen des Kerns darstellen. Der Kern erleidet bei seiner weiteren Metamorphose einen immer stärker werdenden Flüssigkeitsverlust, welcher zu Änderungen in der chemischen Beschaffenheit und in der Färbbarkeit führt. Die Centrankörper bleiben, nachdem sie sich am hinteren Kernpol fixiert haben, dort eine zeitlang eines hinter dem anderen, umgeben von einem kleinen hellen Bläschen liegen. Erst auf diesem Stadium lässt der distale Centrankörper nach Loisel den Achsenfaden hervorsprossen. Gleichzeitig lagert sich der proximale Centrankörper an die Kernmembran an und bildet eine Verlängerung, vor welcher der distale Centrankörper zurückzuweichen scheint. Unmittelbar darauf vereinigen sich beide Körperchen zu einer einzigen Masse, welche sich vorübergehend vom Kern ablöst und dann von diesem durch einen hellen Raum getrennt ist; von diesem Raum glaubt Loisel sonderbarerweise, dass er ein Analogon der Schwanzmanschette bei Säugern sei. In der Folge vergrössert sich die durch Vereinigung der beiden Centrankörper gebildete Masse, wie es scheint, auf Kosten einer besonderen chromatischen Substanz (Mitochondrien? Loisel), welche diffus in der Umgebung verteilt ist; dabei nimmt sie zuerst die Form eines Dreieckes, dann die eines Stäbchens an. Dieses

Stäbchen befestigt sich mit seinem einen Ende am Kern, während das andere den Schwanz des Spermiums trägt.

Innerhalb der Hodenkanälchen sollen Köpfe und Schwänze der Spermien in einem gemeinsamen Cytoplasma stecken. Erst im Vas deferens sollen diese Cytoplasmapartien sich voneinander isolieren, sich kontrahieren und auf diese Weise eine elegante Spirale um das Perforatorium bilden, wie A. v. Brunn und Ballowitz abgebildet haben. —

Die eben referierte Darstellung bedeutet gegenüber den älteren von A. v. Brunn¹⁾ und Benda²⁾, von denen die letztere bei Loisel überhaupt nicht erwähnt wird, keinen Fortschritt. Bestätigen kann ich, dass beim Sperling die Centrakörper zunächst innerhalb des dem Kern angelagerten Idiozoms gelegen sind. Schon auf diesem Stadium geht aber, wie ich beobachtet habe, die Anlage des Schwanzfadens von ihnen aus. Auch v. Brunn hat schon 1884 festgestellt, dass die Umwandlung der Spermatide, beim Sperling ebenso wie beim Säugetier, mit der Bildung eines Achsenfadens beginnt. — Die Angabe Loisels, dass die periphere Partie des Cytoplasmas sich verflüssige, ist sicher irrtümlich. Die Begrenzung der Samenzellen ist an gut fixierten Präparaten bis zuletzt erhalten, wie es auch die Figuren v. Brunns zeigen. Von diesen glaubt Loisel allerdings sagen zu dürfen, dass sie einen etwas theoretischen Charakter haben, welcher zuweilen die Ungenauigkeit streife. Mir scheint dagegen die Erklärung viel näher liegend, dass Loisel nicht vermocht hat, die ausgezeichneten Untersuchungen seines Vorgängers einzuholen.

5. Säugetiere.

v. Bardeleben³⁾ hatte 1896 bei Monotremen und Beuteltieren lange, Achsenfäden oder ganzen Schwänzen ähnliche Gebilde beschrieben, welche in den Sertolischen Zellen stecken und welche bei weiterer Entwicklung eine, manchmal zwei knopfähnliche Verdickungen zeigen. Er fasste diese Gebilde als Schwanzanlagen auf und brachte mit ihnen Bilder in Zusammenhang, die er als Eindringen solcher Anlagen in die Spermatiden deutete. Die von aussen kommenden Schwanzan-

¹⁾ A. v. Brunn: Beiträge zur Kenntnis der Samenkörper und ihrer Entwicklung bei Vögeln und Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 23, 1884.

²⁾ C. Benda: Über die Histogenese des Sauropsidenspermatozoons. Verh. d. anat. Ges., Wien 1892.

³⁾ C. v. Bardeleben: Die Entstehung der Samenkörper. Anat. Anz., Bd. 11. 1896; derselbe: Über Spermatogenese bei Monotremen und Beuteltieren. Verh. d. anat. Ges., Berlin 1896.

lagen sollten sich mit den Spermatiden zum Aufbau der Spermien vereinigen.

1897 gelangte dann v. Bardeleben auf Grund weiterer Beobachtungen bei den genannten Tieren und beim Menschen zu der Auffassung, dass die Achsenfäden oder ganzen Schwänzen ähnlichen Gebilde nicht Schwanzanlagen, sondern eine Nebenform (rudimentäre Form) von Spermien darstellen. Die Hauptform der Samenfäden entsteht aus einer Zelle. Für die Beobachtungen, die v. Bardeleben früher als Eindringen von Schwanzanlagen in die Spermatiden gedeutet hatte, gab er nunmehr folgende Erklärung. Es findet allerdings ein Eintreten oder Eindringen von Schwanzanlagen in das Innere der Spermatide statt, aber diese Anlagen stammen nicht aus den Sertolischen Zellen, sondern wesentlich aus den Centrosomen der Spermatide; sie dringen also nicht von ausserhalb, sondern von der Peripherie der Spermatide ins Innere ein, um sich schliesslich an der Kernmembran oder direkt am Chromatin festzusetzen.

In zwei weiteren Abhandlungen (97. 2 und Anfang 98) liefert v. Bardeleben „Beiträge zur Histologie des Hodens und zur Spermatogenese des Menschen.“ Die Vorgänge bei der Umwandlung der Spermatiden in Spermien werden in der ersten Abhandlung nach den einzelnen Bestandteilen der Spermatide (Zellkörper, Kern, „Nebenkörper“, Centrosomen etc.) getrennt beschrieben, in der zweiten dagegen unter Heranziehung weiterer eigener Beobachtungen und unter Berücksichtigung der Befunde anderer Autoren für die ganze Spermatide dargestellt.

Die Untersuchungen wurden mit den für diese Zwecke geeignetsten Reagentien (Flemmingschem und Hermannschem Osmiumgemisch, Sublimat-Eisessig) ausgeführt. Auch mit diesen Reagentien bekommt man eine gute Erhaltung vor allem der Zellsubstanz nur in der äussersten Peripherie der eingelegten Hodenstücke. Es scheint aber nicht, als wenn v. Bardeleben sich bei der Verarbeitung seines Materials auf diese äusserste Peripherie beschränkt habe.

v. Bardeleben unterscheidet 7 Entwicklungsstadien, von welchen das letzte das Spermium selbst darstellt. Einen Teil seiner Angaben (über das Verhalten der Centrialkörper) habe ich schon an früherer Stelle (99, pag. 379), auf welche ich verweise, zu kritisieren Gelegenheit genommen.

In einem Schlusskapitel der zweiten Arbeit (98) hat v. Bardeleben weitere Beobachtungen über die Nebenform der Spermien beim Menschen zusammengestellt. Ich selbst habe weder beim Menschen

noch auch bei Beuteltieren von der Existenz einer solchen Nebenform etwas wahrgenommen; auch Broman (02. 3) und v. Korff (02) geben nichts davon an.

v. Lenhossék veröffentlichte im April 1897 über Spermatogenese bei Säugetieren eine vorläufige Mitteilung, der 1898 die ausführliche Arbeit folgte.

v. Lenhossék bestreitet zunächst gegenüber Moore und Niessing (wie sich mir herausgestellt hat, mit Unrecht), dass das färbbare Korn („Akrosom“, nach v. Lenhosséks Vorschlag) des Idiozombläschens sich durch Verschmelzung schon vorhandener Körnchen bilde. Nach seinen Befunden taucht das Akrosom in der Mitte der bis dahin ganz homogenen Sphäre „plötzlich wie durch einen Schöpfungsakt“ als ein ganz minimales Korn auf und erreicht dann durch selbständiges Wachstum und nicht durch Verschmelzung mit anderen Körnchen allmählich sein späteres Volumen.

Nach C. Niessing sollte das Akrosom der Spermatide die Centrialkörper enthalten. Demgegenüber zeigt v. Lenhossék, dass sie sich anderswo in der Zelle nachweisen lassen. Er beschreibt, dass in den jungen Spermatiden beide Centrialkörper in allen typischen Fällen auf der Zelloberfläche in einer Linie mit deren Grenzkontur liegen, und bestätigt sodann meinen Befund, welchen ich als erster (beim Salamander) erhoben habe, dass der Schwanzfaden des Spermiums von den unter der Zellperipherie gelegenen Centrialkörpern auswächst.

Das weitere Schicksal der Centrialkörper schildert v. Lenhossék folgendermassen. Die Centrialkörper wandern auf den Kern zu und verbinden sich mit ihm, wobei sie, abgesehen von einer geringen Vergrösserung, ganz unverändert bleiben. Am reifen Samenfaden bilden sie das von Jensen beschriebene Endknöpfchen, welches sich aus einem grösseren und einem kleineren Körnchen zusammensetzt.

Eine Kritik dieser die Centrialkörper betreffenden Angaben habe ich schon Anfang 1898 gegeben.

Was den sog. chromatoiden Nebenkörper anlangt, so konstatiert v. Lenhossék, dass er mit der Bildung des Achsenfadens nichts zu thun hat. Von der Schwanzkappe, welche bei sich entwickelnden Spermien das hintere Segment des Kopfes und den Anfangsteil des Schwanzfadens umgiebt, stellt er fest, dass sie wenigstens bei der Ratte niemals eine geschlossene Blase, sondern immer eine offene Röhre, einen Trichter bildet. Auch die Ansicht, nach welcher die Schwanzkappe durch Abhebung der Kernmembran entstehen soll, sei vollkommen haltlos; eine derartige Entstehungsweise sei ausgeschlossen, „erstens durch den Um-

stand, dass sich die Röhre von Anfang durch einen scharfen Rand nach vorn gegen den Kern hin abgrenzt, zweitens dadurch, dass man am hinteren Pol des Kernes niemals derartige Veränderungen wahrnehmen kann, die auf eine Ablösung der Kernmembran oder dergl. hinweisen würden“. — Hiermit ist v. Lenhossék durchaus im Recht. Die Darstellung jedoch, welche er selbst von der Entstehung der Schwanzkappe gegeben hat, muss als irrtümlich bezeichnet werden (s. unten pag. 486).

Benda (Mai 97) hat wie v. Lenhossék in dem Idiozom der jungen Spermatiden gewöhnlich nur ein Bläschen mit einem Korn finden können. Bei neuer Durchsicht seiner Präparate entdeckte er in seinen Eichhörnchenschnitten häufig die Moore-Niessingschen Bilder, konnte sich aber noch nicht entschliessen, welches Verhältnis er für das normale halten sollte.

Mit Bezug auf die Kopfbildung resumiert er seine früher gegebene Beschreibung und schliesst neue Beobachtungen an über die Art und Weise, wie dieser Prozess bei dem Beutelfuchs (*Phalangista*) vor sich geht. Die Kopfbildung dieses Tieres, welche sehr schwierig zu verfolgen ist, hat kürzlich (02) durch v. Korff eine eingehende Darstellung gefunden.

Von dem sog. chromatoiden Nebenkörper glaubt Benda zur Zeit dieser Arbeit noch irrtümlicherweise, „dass er das mit einschliesst, was v. Lenhossék als Centrosoma auffasst“.

Benda konnte sich damals (Mai 97) noch nicht überzeugen, dass bei den Säugetieren von irgend einem, vom Kern getrennten Zellgebilde der Achsenfaden auswächst —; dagegen glaubte er manchmal recht deutlich ein vom Kern ausgehendes Fädchen erkannt zu haben, bevor der chromatoiden Nebenkörper dem Kern angelagert ist. „Jedenfalls,“ sagt er, „muss sich der Nebenkörper fast unmittelbar danach mit dem Achsenfaden in Beziehung setzen, denn gewöhnlich erkennt man ein ihm zugehörendes Korn im Anfangsteil der Geissel als Endknopf, wie es Hermann und ich früher beschrieben haben“. (Ein anderer Teil des chromatoiden Nebenkörpers soll nach Bendas bereits 1891 gemachter Angabe ringförmig werden und zur Bildung des Spiralfadens und der Jensenschen Endplatte des Verbindungsstückes in Thätigkeit treten.)

Vom heutigen Standpunkt unserer Kenntnis können wir sagen, dass Benda 1897 die Centrankörper vor ihrer Anlagerung an den Kern noch nicht gesehen hatte; dass er dagegen in „Korn“ und „Ring“ die Centrankörperabkömmlinge vor sich gehabt, diese aber irrtümlicherweise von dem „chromatoiden Nebenkörper“ abgeleitet hat.

Des weiteren nimmt Benda seine frühere Behauptung zurück,

dass der Ring mit der Bildung der von Jensen entdeckten spiraligen Hülle des Verbindungsstückes zu thun hat.

v. Brunn hatte schon 1884 bei der Maus festgestellt, dass diese Spiralhülle sich in den letzten Stadien der Reifung aus Protoplasma-körnern bildet. Diese Beobachtung war aber in Vergessenheit geraten. Benda beschrieb den Vorgang aufs neue, ohne Kenntnis der v. Brunnschen Arbeit, bei einer grösseren Anzahl von Säugetieren (besonders bei Maus und Beutelfuchs, ausserdem bei Meerschweinchen, Eber und beim Menschen) und zeigte, dass die Körner, nicht wie v. Brunn angenommen hatte, gewöhnliche Protoplasmagranulationen, sondern „ein neues, vielleicht einer spezifischen Funktion dienendes Zellorgan“ darstellen.

Die auf diesen letzteren Punkt bezüglichen Beobachtungen hat Benda auf der Kieler Anatomenversammlung (98. 1) unter Vorlegung von Belegpräparaten noch einmal besprochen. In den jüngsten Spermatiden, beschreibt er, sind die Körner unregelmässig im Zelleib verteilt, etwas dichter um den Kern, häufig in streptokokkenähnlichen Ketten. Während der Umbildung der Spermatiden drängen sie sich in den dem Lumen zugewandten Kolben des Zelleibes und nehmen hier an Menge zu. Bei der Reifung des Kopfes sammeln sie sich in der Umgebung der Schwanzblase und liegen hier äusserst dicht, viel reichlicher als auf v. Brunns Abbildung. Dagegen entspricht ihre allmähliche Anordnung zur Spirale durchaus v. Brunns Beschreibung. Man sieht zuerst zwischen den Körnerhaufen einzelne Querbänder, die durch Verschmelzung von Körnern entstehen. Hand in Hand mit dem Fortschritt der Spermienreifung und ihrer Loslösung werden diese Querbänder reichlicher und regelmässiger, während die isolierten Körner verschwinden, also wohl in die Querbänder aufgehen. Schliesslich verbinden sich die Querbänder zu Spiraltouren.

Nachdem ich beim Salamander beobachtet hatte, dass der junge Schwanzfaden von den Centralkörpern auswächst, habe ich (97. 4) den gleichen Befund, der inzwischen von v. Lenhossék und mir selbst bei der Ratte¹⁾ bestätigt war, von Benda aber damals noch für die Säugetiere bestritten wurde, auch beim Menschen erheben können.

Hermann (März 98) behauptet irrtümlicherweise, dass der chromatoide Nebenkörper mit dem „Centrosomenpaar“ der Spermatide identisch sei.

Lukjanow (98) beschäftigt sich in einer Studie über die Spermato-genese der weissen Maus auch mit der Umformung der Spermatide

¹⁾ In einer Anmerkung meiner ausführlichen Salamandraarbeit, die noch vor dem Erscheinen der vorläufigen Mitteilung v. Lenhosséks in Druck gegeben war.

in den Samenfaden, ohne jedoch in Bezug auf diesen Punkt etwas Neues zu Tage zu fördern.

Die Angaben, welche v. Lenhossék (97, 98) über das Schicksal der Centrankörper bei der Spermiogenese der Ratte gemacht hatte, habe ich (98. 1) in einem auf der Kieler Anatomenversammlung gehaltenen Vortrag folgendermassen berichtet.

Zunächst finde ich gegenüber v. Lenhossék, dass die Verbindungslinie der Centrankörper bei der Ratte ebenso wie beim Salamander senkrecht zur Zelloberfläche steht¹⁾.

v. Lenhossék hatte ferner angegeben, dass die Centrankörper auf den Kern zuwandern. Demgegenüber beschrieb ich, dass die Verbindung zwischen Centrankörpern und Kern bei der Ratte in der Weise

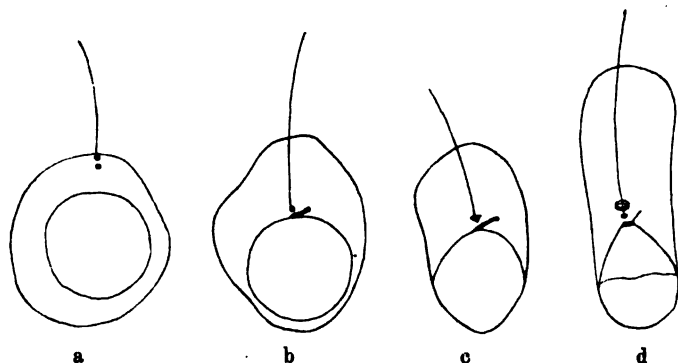


Fig. 15. Verhalten der Centrankörper bei der Spermiogenese des Menschen.

vor sich geht, dass der Kern gegen die Centrankörper hin einen Fortsatz aussendet, welcher sich mit seiner Spitze an diese anlötet. Auf einem folgenden Stadium wird der Fortsatz wieder eingezogen, wobei er die Centrankörper mit sich nimmt.

In der Diskussion zu meinem Vortrag hat v. Lenhossék das Vorkommen einer Zuspitzung des Spermatidenkerns bestritten; jedoch wurde es mir von dem folgenden Redner, Benda, sofort bestätigt. Broman hat es kürzlich (02. 1) nach einem Präparat von mir abgebildet.

Die erwähnten beiden Differenzpunkte sind jedoch nur nebensächlich. Vor allem stellte ich gegenüber v. Lenhossék fest, dass die Centrankörper nach ihrer Verbindung mit dem Kern erhebliche Veränderungen erleiden.

¹⁾ Man vergleiche die Fig. 36, welche Broman im Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 59, 1902, pag. 128 nach einem meiner Präparate gegeben hat.

Für Mensch und Ratte beschrieb ich, dass der proximale Centrakörper, welcher sich an den Kern anlagert, in einer Richtung senkrecht zum Achsenfaden zu einem Stäbchen in die Länge wächst. Dieses Stäbchen verbindet sich zuerst nur durch sein eines in der Verlängerung des Achsenfadens liegendes Ende, später in grösserer Ausdehnung mit dem Kern.

Der distale Centrakörper dagegen gestaltet sich zu einem stumpf kegelförmigen Gebilde um, dessen Spitze dem Samenfadendkopf zugekehrt ist; später findet sich an seiner Stelle ein Knöpfchen und dahinter ein Ring. Diese beiden Gebilde sind aus dem Kegel hervorgegangen, wahrscheinlich in der Weise, dass die dem Spermienkopf zugekehrte Spitze desselben abgetrennt wurde und die übrig bleibende basale Masse sich zu einem Ring umgestaltete. Der Achsenfaden steht durch das Lumen des Ringes hindurch mit dem abgetrennten Knöpfchen in Verbindung.

Auf einem folgenden Stadium wandert der Ring am Achsenfaden entlang nach hinten, um sich an der Grenze zwischen Verbindungsstück und Hauptstück zu lokalisieren und die sog. hintere Schlussplatte von Jensen zu bilden. Die übrigen Centrakörperteile dagegen bleiben an Ort und Stelle liegen. Der Fortsatz, welcher sich von dem proximalen Centrakörper frei in die Zellsubstanz erstreckt, verschwindet.

Das von dem distalen Centrakörper abgetrennte Knöpfchen ist das von Jensen sog. Endknöpfchen des Achsenfadens, d. i. diejenige Partie, welche nach der Darstellung v. Lenhosséks beide Centrakörper der Spermatide enthalten sollte; in der That stellt sie also nur den einen, liegen gebliebenen Teil des hinteren Centrakörpers dar.

Benda schloss sich in der Diskussion zu meinem Vortrag mir und v. Lenhossék darin an, dass der junge Achsenfaden von den Centrakörpern aussprosst.

Derselbe Autor erklärt (98. 2) in einem seiner inhaltsreichen vor der Berliner Physiologischen Gesellschaft gehaltenen Vorträge, dass er seinen früheren von dem des Referenten abweichenden Standpunkt hinsichtlich der Herkunft und Lageveränderungen des „Ringkorns“ aufgegeben habe, seitdem er sich, besonders bei *Cavia* und *Sciurus* von dem Heranrücken der beiden Körper, an die bereits der Achsenfaden geheftet ist, überzeugt habe. Wenn Benda fortfährt: „Auch für die von Meves beim Menschen demonstrierte Einstülpung der Zellmembran habe ich bei jenen Tieren Andeutungen gesehen“, so scheint hier in Bezug auf meine Person ein Irrtum vorzuliegen, da ich niemals etwas davon gesehen oder beschrieben habe.

In demselben Vortrag schildert Benda das Verhalten der Mitochondrien bei der Histogenese der Samenfäden von Amphibien und Sauropsiden und kommt dabei auch wieder auf die Säugetiere zu sprechen. „Überall“, sagt er, „resultiert hier aus dem Chondriomitom eine dicht gewundene Spirale, die sich ausserhalb um die als Schwanzkappe bezeichnete Röhre legt.“ Die Spiralenbildung ist an Länge von der Grösse des übrigbleibenden Zellleibs der Spermatide, an Breite von der Weite der Schwanzblase abhängig.

Hiergegen habe ich später (99) auf Grund meiner eigenen Beobachtungen beim Meerschweinchen folgenden Einspruch erhoben. Ich behaupte, dass die Körner, wenn sie endgültig zur Bildung der Spirale zusammentreten, sich dem intracellularen Teil des Schwanzfadens direkt auflagern, nachdem die Schwanzkappe oder Schwanzmanschette vorher zu Grunde gegangen ist; womit auch Beschreibung und Abbildung von v. Brunn (1884) in Übereinstimmung sind.

Eine Arbeit des Referenten (99) über die Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens hat neue Ergebnisse besonders hinsichtlich der Verwendung der Centralkörper, hinsichtlich der Entstehung und des Schicksals der Schwanzkappe und hinsichtlich des Verhaltens der Zellsubstanz geliefert.

Die Vorgänge, welche zur Bildung der Spermien führen, beginnen unmittelbar nach Ablauf der letzten Reifungsteilung und enden, wenigstens vorläufig, damit, dass der grösste Teil des Zellleibes der ursprünglichen Spermatide abgeschnürt wird. Den ganzen Entwicklungsvorgang bis zu diesem Zeitpunkte habe ich vorgeschlagen, auf Grund des Verhaltens der Schwanzmanschette in drei Perioden einzuteilen. Eine erste Periode reicht vom Ende der letzten Reifungsteilung bis zum Auftreten der Schwanzkappe, bzw., wie ich vorgeschlagen habe, Schwanzmanschette; die zweite von hier bis zum beginnenden Schwund der Schwanzmanschette; die dritte bis zur Abschnürung der Zellsubstanz. Bei solchen Tieren, bei denen Auftreten und Schwund der Schwanzmanschette sich nicht mit genügender Deutlichkeit markieren, habe ich vorgeschlagen, Vorgänge, die sich ungefähr gleichzeitig mit den genannten an den Centralkörpern abspielen, für die Einteilung zu verwenden, nämlich: die Anlagerung der Centralkörper an den Kern und den Beginn der Wanderung des Centralkörperringes entlang dem Achsenfaden. — Eine vierte Periode umfasst sog. Reifungserscheinungen, welche sich nach Abstossung der Samenfäden abspielen.

Erste Periode. In den jüngsten Spermatiden enthält der Kern einen grossen centralen Chromatinklumpen, von welchem aus dünne

Stränge sich in radiärer Richtung bis zur Kernwand erstrecken. Dieser Klumpen schwindet gegen Ende der ersten Periode; es tritt dann ein lockeres grobbalkiges Chromatinnetzwerk auf, dessen Züge mit Vorliebe an der Kernperipherie verlaufen.

Das Idiozom ist anfangs dicht von zahlreichen kleinen, mit Eisenhämatoxylin schwarz färbbaren Körnchen durchsetzt, welche jedes in einem Bläschen enthalten sind. Indem Körnchen und Bläschen miteinander verschmelzen, entsteht schliesslich ein grosses „Akrosom“ innerhalb eines grossen Bläschens, welchem ein halbmondförmiger Rest von

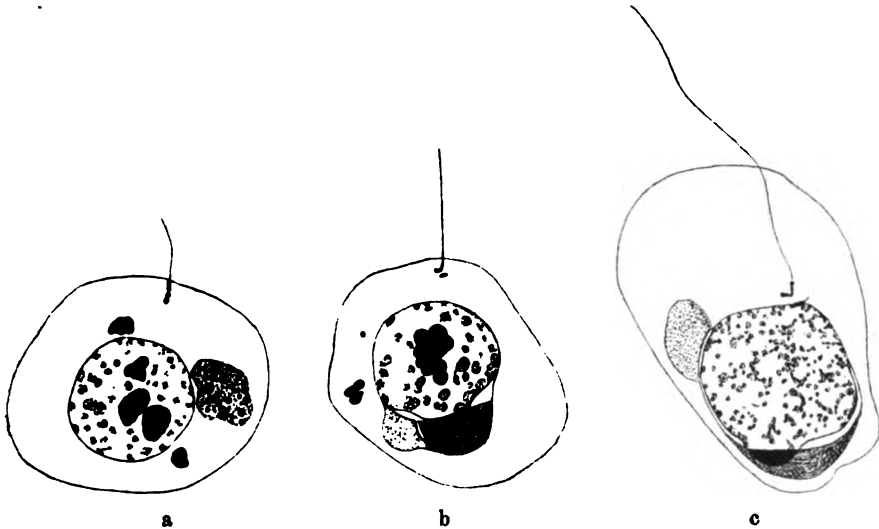


Fig. 16. Spermiogenese des Meerschweinchens.

Idiozoms substanz anliegt. Bläschen und Akrosom lagern sich nun dem Kern an. Gleichzeitig beginnt das Akrosom sich in eine Aussenzone und in ein Innenkorn zu differenzieren. Das Innenkorn tritt dann teilweise durch die Aussenzone heraus und verschmilzt mit der Kernwand; die Aussenzone bedeckt es kappenförmig. Das den Spitzenkörper umgebende Bläschen wird zur Kopfkappe.

Die Centrankörper sind in sämtlichen Samenzellen des Meerschweinchens hantelförmig. In den Spermatiden liegen sie gleich nach Ablauf der zweiten Reifungsteilung direkt unter der Zelloberfläche, vielfach einer in Verlängerung des anderen, so, dass ihre gemeinsame Längsachse mit der Zellwand einen rechten Winkel bildet. Von dem an die Zellwand anstossenden Ende des distalen Centrankörpers wächst die Anlage des Schwanzfadens aus. Der proximale Centrankörper nimmt darauf konstant eine derartige Lage ein, dass er einen rechten Winkel

mit dem distalen bildet. Später biegt sich das freie Ende des distalen Centralkörpers hakenförmig gegen die Zellwand um (Fig. 16 b). Beide Centralkörper bewegen sich dann auf den Kern zu. Schliesslich lagert sich der proximale Centralkörper mit seiner Längsseite an die Kernwand an. Diese buchtet sich an der Anlagerungsstelle zunächst etwas vor. Später macht es dagegen den Eindruck, als wenn der proximale Centralkörper mit seinem einen Ende etwas in den Kern eingedrückt wäre. Das entgegengesetzte Ende dieses selben Centralkörpers setzt sich mit einem feinen Fädchen fort, welches sich frei in die Zellsubstanz erstreckt (Fig. 16 c). Es haben sich demnach zwei verschieden beschaffene Enden des proximalen Centralkörpers herausgebildet. Ebenfalls zwischen den beiden Schenkeln des hakenförmigen distalen Centralkörpers ist häufig schon am Ende der ersten Periode eine Verschiedenheit insofern bemerkbar, als der freie Schenkel des Hakens sich etwas stärker verdickt zeigt als derjenige Schenkel, welcher dem Schwanzfaden als Ursprung dient. Was das Lageverhältnis der beiden Centralkörperderivate zu einander anlangt, so liegen die Längsachse des proximalen Centralkörpers und der Haken mit seinen beiden Schenkeln am Ende der ersten Periode stets in derselben Ebene und zwar sehen das stärker in den Kern eingedrückte Ende des proximalen Centralkörpers und das freie Ende des Hakens stets nach derselben Seite hin.

Im Anfang der zweiten Periode tritt der Kern, welcher schon vorher eine excentrische Lage einnahm, aus der Zelle heraus, soweit er von der Kopfkappe bedeckt ist. Er beginnt dann sich immer stärker senkrecht zur Längsachse des proximalen Centralkörpers abzuflachen.

Die Schwanzmanschette, von deren Auftreten an ich die zweite Periode rechne, bildet sich auf folgende Weise. Im Zellleib entsteht ein System von Fäden, welche an der Oberfläche des Kerns im Kreis um die Centralkörper bzw. den Ursprung des Achsenfadens entspringen und von dort windschief zum Achsenfaden nach hinten ziehen (Fig. 16 d). Die Fäden sind zunächst sehr zart und kurz, nehmen aber dann rasch nicht nur an Länge, sondern auch an Dicke zu. Nachdem sie ihre grösste Länge erreicht haben, verkürzen sie sich, wobei sie sich weiter verdicken, und treten dann ihrer Länge nach seitlich miteinander in Verbindung; erst von diesem Stadium existiert die Schwanzmanschette als eine geschlossene Membran.

Nachdem die Schwanzmanschette membranös geworden ist, beginnt sie wieder zu wachsen; sie bildet zunächst ein kurzes und breites Rohr, welches später länger und schmaler wird.

An den Centralkörpern spielen sich im Lauf dieser zweiten

Periode folgende Veränderungen ab. Der proximale Centrankörper, welcher dem Kern angelagert ist, zerfällt in drei in einer Reihe liegende gleich grosse Knötchen (Fig. 16 f). Kantenbilder ergeben noch eine Komplikation, mit Bezug auf welche ich auf das Original verweise. Derjenige Schenkel des distalen hakenförmigen Centrankörpers, von welchem der Achsenfaden seinen Ursprung nimmt, zerfällt zunächst durch zwei Einschnürungen in zwei hintereinander gelegene Knötchen; von diesen findet sich das eine hintere am Ursprung des Achsenfadens, das andere vordere zwischen dem hinteren und der Umbiegungsstelle des Hakens. Das

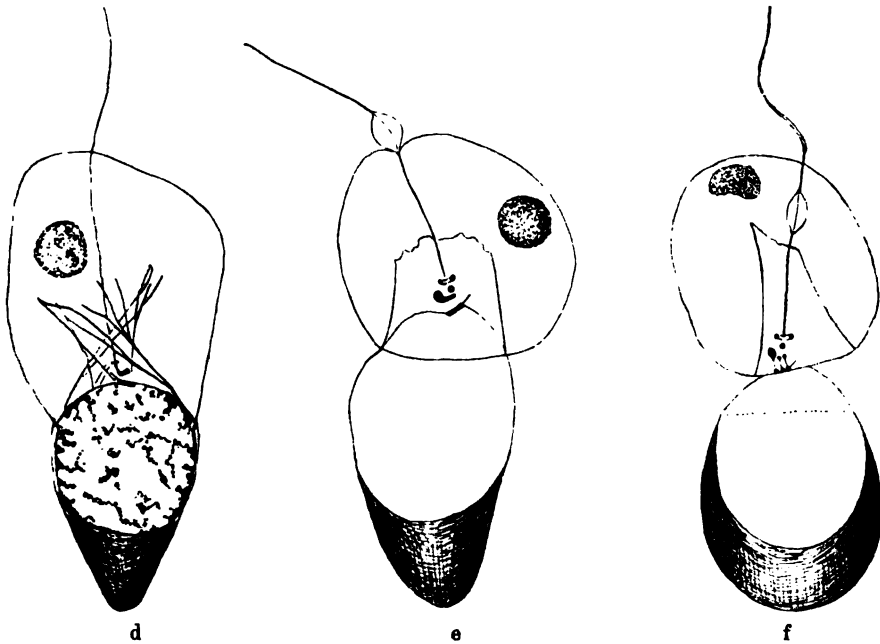


Fig. 16. Spermiogenese des Meerschweinchens (Fortsetzung).

hintere Knötchen, von welchem der Achsenfaden entspringt, wächst rasch zu einer kleinen anfangs sehr dünnen Platte aus (Fig. 16 d), welche sich schliesslich, indem sie in der Mitte durchbricht, zu einem Ring umgestaltet. Der Achsenfaden tritt dann durch das Lumen des Ringes hindurch und setzt sich mit dem vorderen Knötchen in Verbindung (Fig. 16 e). Ebenfalls der freie oder horizontale Hakenschenkel zerfällt in drei, in einer Reihe liegende Knötchen. Und zwar entsteht dem keulenförmig verdickten Ende dieses Schenkels entsprechend ein grosses Knötchen; gegen die Umbiegungsstelle des Hakens folgt dann ein kleines und schliesslich als drittes ein ebenso kleines oder etwas grösseres Knötchen, welches letztere seiner Lage nach der Umbiegungsstelle selbst entspricht (Fig. 16 f). Diese

drei aus dem horizontalen Hakenschenkel hervorgegangenen Knötchen treten nun mit den drei ihnen gegenüberliegenden, welche aus dem proximalen Centalkörper entstanden sind, durch feine Fäden in Zusammenhang.

Am Schwanzfaden tritt, zuweilen schon in den ersten Stadien der zweiten Periode, eine spindelförmige Blase auf, welche der Länge nach vom Achsenfaden durchsetzt wird. Der Seitenkontur dieser Blase scheint vorn und hinten in denjenigen des Schwanzfadens überzugehen.

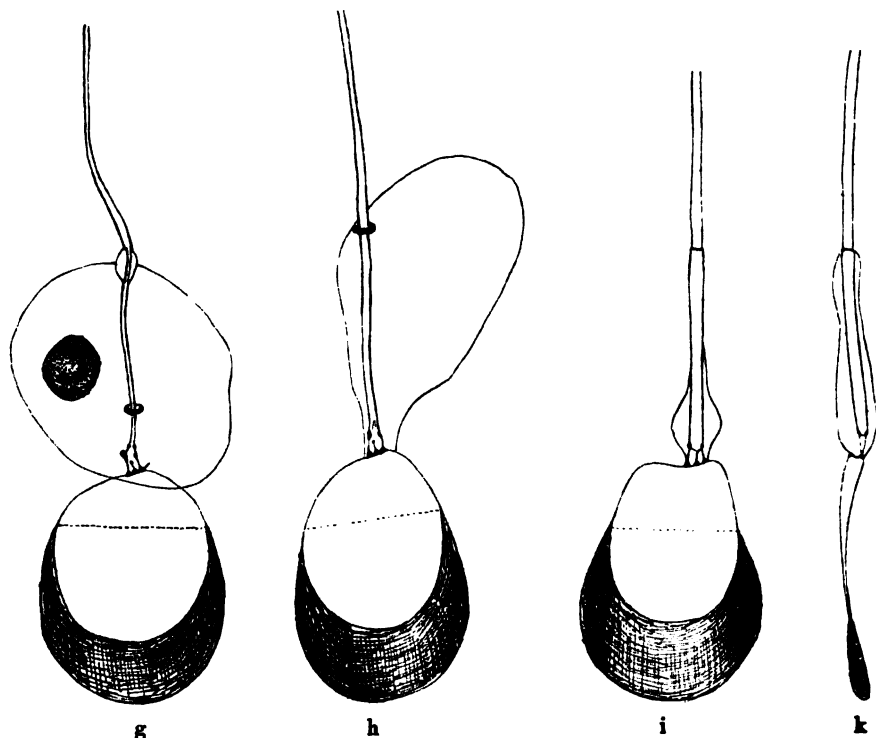


Fig. 16. Spermiogenese des Meerschweinchens (Fortsetzung).

Ausserdem kann man vielfach konstatieren, dass der die Blase durchsetzende Teil des Schwanzfadens dünner ist als die vor und hinter der Blase gelegenen Abschnitte. Daraus glaube ich entnehmen zu können, dass die Blase eine Auftreibung einer den Achsenfaden umgebenden Hülle darstellt.

Die Blase hat keine konstante Lage; bis zum Schluss der zweiten Periode wandert sie regelmässig nach hinten (jedoch niemals über einen bestimmten Punkt hinaus) und wird dann häufig auch ganz oder zum Teil ausserhalb der Zellsubstanz gefunden. Letztere Beobachtung bildet

eine Bestätigung für die eben vorgetragene Auffassung von der Natur dieser Blase; jedenfalls wird dadurch erwiesen, dass die Blase nicht etwa nur eine im Bereich des Achsenfadens auftretende Vakuole der Zellsubstanz darstellt.

Der Schwanzfaden beginnt sich gegen Schluss der zweiten Periode zu verdicken und zwar besonders stark in seinem hinteren Teil, von einer Stelle an, welche sich etwa 13 μ entfernt vom hinteren Kopfe findet und welche der Grenze zwischen Verbindungsstück und Hauptstück des Schwanzes entspricht; beide Abteilungen der Geissel sind also schon am Schluss dieser Periode deutlich voneinander zu trennen. Die oben beschriebene spindelförmige Blase wandert so weit nach hinten, dass ihr hinterer Pol mit der Grenze zwischen beiden Abteilungen zusammenfällt.

Die dritte Periode beginnt, wie gesagt, damit, dass die Schwanzmanschette (bis auf einen oder mehrere Fäden) untergeht. In der Zellsubstanz treten zahlreiche kleine stark färbbare Körner auf, welche sich später zu grösseren zusammenballen (tingierbare Körner von v. Ebner). Der Idiozomrest schwindet.

Was die Abkömmlinge des distalen Centralkörpers anlangt, so beginnt der Ring unmittelbar nach erfolgtem Schwund der Schwanzmanschette am Achsenfaden kaudalwärts entlang zu wandern (Fig. 16 g). Er rückt bis an das Bläschen des Achsenfadens heran, welches letztere seine Lage vor dem Anfang des Hauptstückes genommen hat. Auf einem späteren Stadium scheint das Bläschen zu kollabieren. Der Ring kommt unmittelbar vor dem Anfang des Hauptstückes selbst zu liegen (Fig. 16 h); zuweilen bleibt er jedoch noch durch einen kleinen Zwischenraum von ihm getrennt. Nachdem er diesen Platz eingenommen hat, wird er immer kleiner und schwächer färbbar; beim Meerschweinchen ist er am Ende dieser Periode nicht mehr aufzufinden.

Die übrigen von dem distalen Centralkörper abstammenden Teilchen bleiben an Ort und Stelle liegen. Sie werden allmählich kleiner, einige von ihnen entziehen sich völlig dem Nachweis, ohne dass es möglich wäre, über ihren Verbleib etwas Sicheres auszusagen. Das kleine aus dem vertikalen Hakenschenkel hervorgegangene Knötchen, welches nach Bildung des Ringes dem Achsenfaden zum Ursprung dient, scheint sich in zwei Hälften zu teilen, von denen die eine mit dem einen, die andere mit dem anderen der beiden seitlichen, aus dem horizontalen Hakenschenkel entstandenen Körnchen in Verbindung tritt (Fig. 16 g). Diese beiden seitlichen Körnchen selbst nehmen an Grösse ab und werden schliesslich in das vordere Ende der Spiralhülle des Verbindungsstückes

aufgenommen; hier bleiben sie auch noch am reifen Samenfaden nachweisbar. Dagegen ist das mittlere der aus dem horizontalen Haken-schenkel entstandenen Knötchen schon in den Flächenansichten der letzten Entwicklungsstadien nicht mehr aufzufinden. Der Faden, welcher von dem mittleren der drei dem Kopf angelagerten Körnchen ausgeht, scheint in der Flächenansicht frei zu endigen. In Kantenansichten des reifen Spermiums sieht man aber (vergl. oben pag. 452) von letzterem Korn sogar zwei Fäden abgehen, welche am Verbindungsstück hinter dem Beginn der Spiralhülle mit leichten Verdickungen endigen (Fig. 16k). Über die Art und Weise, wie sich dieses Verhalten aus dem früheren entwickelt hat, vermochte ich keine Auskunft zu geben.

Der Kopf nimmt gegen Ende der dritten Periode die dem reifen Spermienkopf zukommende Löffelform an. Die definitive Krümmung des Spitzenkörpers (Akrosoms) kommt dagegen erst im Nebenhoden zur Ausbildung.

Der Entwicklungsprozess im Hoden findet seinen Abschluss damit, dass die Zellsubstanz beginnt sich vom Samenfaden in Gestalt eines Ballens abzuschneiden. Dieser Vorgang gestaltet sich folgendermassen. Die Zellsubstanz buchtet sich zunächst in der Richtung gegen die Wand des Samenkanälchens über die ventrale oder dorsale Kopf-fläche sackförmig vor. Die Aussackung wird immer stärker ausgezogen; schliesslich steht sie mit dem Samenfaden nur noch durch einen kurzen Stiel in Zusammenhang. Indem letzterer sich vollständig durchschnürt, trennt sich von der Samenzelle ein rundlicher Cytoplasmaballen ab, welcher die zusammengeklumpten tingierbaren Körner und häufig noch einen oder mehrere dicke Fäden (Residuen der Schwanzmanschette) enthält. Die Zellsubstanz, welche am Samenfaden zurückbleibt, bildet um das Verbindungsstück eine äussere Hülle, welche vorn am Kopf inseriert und hinten mit dem hinteren Ende des Verbindungsstückes abschliesst.

In der vierten Periode werden die Köpfe sowohl der Länge als auch der Quere nach kleiner; die Krümmung des Spitzenkörpers kommt zur Ausbildung.

In einer vorläufigen Mitteilung giebt Schoenfeld (00) folgende Resultate über die Genese der Stierspermien bekannt.

Seine Befunde über die Bildung der Kopfkappe und die erste Anlage des Achsenfadens stimmen vollständig mit denjenigen v. Lenhosséks überein.

Der Idiozomrest, welcher der neugebildeten Kopfklappe adhärirt, besitzt nach Schoenfeld die Eigenschaft, sich seinerseits ebenfalls zu vakuolisieren; er bildet zwei, zuweilen drei kleine Kappen, welche

die Hauptkappe überlagern. Auf diese Weise entsteht ein mehr oder weniger zugespitzter Appendix, welcher später degeneriert und abfällt.

Das Akrosom hat zunächst die Form eines abgeplatteten Körpers, welcher der Kernmembran aufliegt; später wandelt es sich in ein lanzettförmiges Gebilde um. Nach Schoenfeld geht es wahrscheinlich aus der Kernmembran hervor.

Ebenfalls die Schwanzmanschette soll sich nach Schoenfeld auf Kosten der Kernmembran bilden. Die Kernmembran erhebt sich rund um den hinteren Kernpol in Form einer zweiblättrigen Falte. Ein optischer Schnitt durch die gut entwickelte Schwanzmanschette zeigt ziemlich deutlich einen doppelten Kontur. Der zwischen den Insertionen beider Blätter am Kern liegende Teil der Kernoberfläche ist frei von Membran; er wird durch die Reagentien besonders leicht angegriffen.

Die Centrialkörper lagern sich an den hinteren Kernpol an. Die eine Hälfte des proximalen Centrialkörpers dringt, wenn ich die Beschreibung von Schoenfeld richtig verstehe, in den Kern ein und bildet unter der Kernmembran eine Scheibe; die andere Hälfte bleibt als rundliches Körnchen ausserhalb des Kerns liegen. Der distale Centrialkörper dagegen formt sich in eine kleine Scheibe und weiter in einen Ring um. Der Achsenfaden durchsetzt diesen Ring und befestigt sich an demjenigen Teil des proximalen Centrialkörpers, welcher nicht mit in den Kern eingedrungen ist. Der Ring zerreisst später und nimmt die Form eines Bischofstabes an, welcher sich parallel dem Achsenfaden lagert; die Krücke liegt nach der Seite des Kerns zu. Der Bischofsstab teilt sich schliesslich mitten durch. Der distale Teil rollt sich um den Achsenfaden zusammen und wandert allmählich an ihm entlang, der proximale Teil dagegen bleibt an Ort und Stelle liegen.

Von dem frei ins Cytoplasma hineinragenden Stäbchen, welches von der in den Kern eingedrungenen Hälfte des proximalen Centrialkörpers ausgeht, wächst nach Schoenfeld ein zarter Faden aus, welcher sich in drei oder vier Touren um den Achsenfaden herumwinden soll. Dieser Faden soll die Anlage des Spiralfadens darstellen. —

Ich bemerke, dass ich mich selbst eingehend genug mit der Spermio-genese beim Stier beschäftigt habe, um die Schoenfeldsche Darstellung als vielfach irrtümlich bezeichnen zu können. Von einer detaillierten Kritik möchte ich an dieser Stelle absehen.

Wilcox (00) konnte an menschlichem Material das „Centrosom“ in den Hals der Spermie verfolgen. In der Spitze des Kopfes war häufig, aber nicht konstant, ein kleiner dunkel färbbarer Körper zu sehen, dessen Herkunft nicht zu bestimmen war.

C. Niessing (00) bestätigt die von mir bei Salamandra, von v. Lenhossék und mir bei Säugetieren gemachte Beobachtung, nach welcher der junge Achsenfaden schon bald nach Ablauf der zweiten Reifungsteilung auftritt und dann mit zwei kleinen Körperchen in Verbindung ist, die an seinem Anfangsteil sitzen und im Zellplasma liegen. Welcher Natur die beiden Körperchen sind, konnte Verfasser noch nicht eruieren; jedoch ist er „sehr geneigt, sich der Ansicht von Meves und v. Lenhossék anzuschliessen, dass es sich dabei um die nach der letzten Teilung übrig gebliebenen Centrankörper handelt.“

Ebenfalls in betreff der Schwanzmanschette ist er durch weitere Untersuchungen dahin geführt worden, anzuerkennen, dass es sich dabei nicht um eine Abhebung der Kernmembran als geschlossene Blase oder dergleichen handelt. Er kann vielmehr meine Angaben über diesen Punkt bestätigen.

Dagegen hält er seine von v. Lenhossék als irrtümlich bezeichnete Beobachtung, nach welcher das Akrosom durch den Zusammenfluss von „Sphärenmikrosomen“ entsteht, aufrecht. In diesem Punkte hatte auch Referent bereits die Schilderungen von Moore und Niessing bestätigt.

Regaud hat in den letzten Jahren zahlreiche Mitteilungen zur Spermatogenese, darunter eine grössere (01), geliefert, welche jedoch dem Gegenstand meines Referates meistens mehr oder weniger fern bleiben.

1900. 3 beschrieb er nach Beobachtungen bei Ratte, Hund, Katze und Schwein in dem Cytoplasma der in Umwandlung begriffenen Spermatiden Vakuolen, welche aus einem hellen Inhalt und einer dünnen mittelst der Weigertschen Markscheidenfärbung tingierbaren Kapsel bestehen. Ebensolche Vakuolen sind nach Regaud auch im Cytoplasma der Sertolischen und der Zwischenzellen zugegen. Regaud glaubt, dass es sich um Sekretbläschen handelt, deren Inhalt die Flüssigkeit bildet, welche das Lumen der Hodentubuli erfüllt.

Derselbe Verfasser giebt in einer weiteren Mitteilung (00. 4) an, dass diese Sekretbläschen, wenn sie fein sind, sich als färbbare Körner zeigen. Er beschreibt sodann die Veränderungen, welche sie innerhalb der Sertolischen Zellen und der Spermatiden während des Ablaufs der „spermatogenetischen Welle“ erleiden.

In einer dritten Mitteilung (00. 5) schreibt Regaud den Sekretbläschen ernährende Funktion zu.

Unabhängig von Regaud hat auch Broman (01. 2 u. 02. 2) in Sertolischen Zellen und Spermatiden des Menschen kleine Bläschen verschiedener Grösse gefunden, deren Inhalt hell, deren Peripherie aber durch

Eisenhämatoxylin schwarz färbbar ist. Im optischen Querschnitt erscheinen die Bläschen im allgemeinen wie kleine, mit körnigen Verdickungen versehene Ringe. Dieses Aussehen wird dadurch hervorgerufen, dass die Bläschenwandung wie von einem Flechtwerk verstärkt ist. Broman bezeichnet die Bläschen daher als Korbbbläschen. Zuweilen ist die Bläschenwand dicker als gewöhnlich und dann ohne körnige Verdickungen. Broman glaubt, ebenso wie Regaud in seiner dritten Mitteilung, dass diese Bläschen möglicherweise Nährvakuolen sind, die

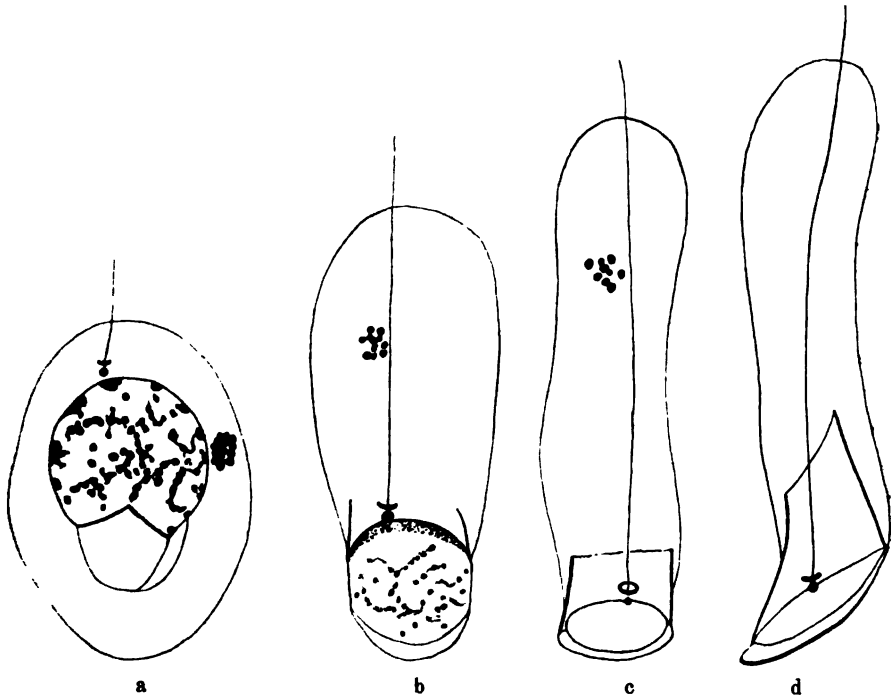


Fig. 17. Spermiogenese von Phalangista (nach v. Korff).

in den Sertolischen Zellen gebildet werden und von hier in die Spermatiden übergehen.

v. Korff (02) teilt in einer ausführlichen Arbeit über die Spermiogenese des Beutelfuchses (*Phalangista vulpina*) die Entwicklung der Spermien innerhalb des Hodens, in derselben Weise wie Referent, in drei Perioden ein, wobei er, da Auftreten und Schwund der Schwanzmanschette sich bei *Phalangista* nicht deutlich markieren, die Anlagerung der Centralkörper an den Kern und die beginnende Wanderung des Centralkörperringes entlang dem Achsenfaden für die Abgrenzung verwendet. Eine vierte Periode umfasst die sog. Reifeerscheinungen.

Im Beginn der ersten Periode entsteht im Idiozom ein Bläschen, in welchem ein Korn (Akrosom) nicht nachweisbar ist (vergl. dagegen Benda 97). Das Bläschen lagert sich an der Stelle des späteren Vorderpols dem Kern an und beginnt ihn in der Weise zu umwachsen, dass es sich an zwei einander gegenüberliegenden Seiten des Kerns zipfelförmig weiter nach hinten schiebt als an den beiden anderen Seiten.

Die beiden Centralkörper der Spermatide sind anfangs rund und sehr klein. Indem sie auf den Kern zuwandern, formt sich der distale in eine Platte um, der proximale dagegen ändert seine Form nicht, nimmt aber an Volumen zu.

Der chromatoide Nebenkörper zerfällt in eine Gruppe von Körnern.

Im Lauf der zweiten Periode bildet sich der Kern zum Spermienkopf um. Zu demjenigen Zeitpunkte, wo er zuerst mit den Centralkörpern in Verbindung ist, zeigt er eine, wenn auch nur geringe, Zuspitzung oder Verlängerung nach den Centralkörpern hin, welche auf einem nächsten Stadium wieder eingezogen wird. Er giebt weiter seine centrale Lage auf, kommt mit demjenigen Pole, an dem sich die Kopfkappe entwickelt, extracellulär zu liegen und formt sich dann unter ausserordentlich starker Reduktion seines Volumens zu einem etwa eiförmigen Körper um, dessen Längsachse senkrecht zum Achsenfaden steht. Die Kopfkappe, welche anfangs an zwei Seiten des Kopfes weiter nach hinten gewachsen war, inseriert nunmehr überall auf gleicher Höhe. In der Folge führt der Kopf um seine Querachse eine allmählich vor sich gehende, von Stufe zu Stufe verfolgbare Drehung aus, durch welche er in die Längslage zum Achsenfaden gebracht wird. Der zugespitzte Pol des Kopfes wird nach vorn, der stumpfe Pol nach hinten verlagert. Während dieser Drehung entwickelt sich an der den Centralkörpern zugekehrten Fläche, durch Umbiegen der Seitenränder nach der Medianlinie zu, eine Längsfurche, welche sich von der Anlagerungsstelle des proximalen Centralkörpers nach hinten erstreckt und bis zum stumpfen Pol immer tiefer und breiter wird. Nachdem der Kopf diese Form angenommen und seine Drehung ausgeführt hat, buchtet die Kopfkappe sich an dem zugespitzten (vorderen) Pol sackförmig vor; an demjenigen Kopfteil, der bei der Drehung distalwärts verlagert wird, liegt sie dem Rande des Kopfes näher an.

Die Scheibe, in welche sich der distale Centralkörper umgeformt hatte, wird nach Beginn der zweiten Periode breiter, bekommt eine kaudalwärts gerichtete Konkavität und giebt dann einem Ringe und einem dicht unter dem Ringe liegenden Knöpfchen Entstehung. Zwischen

diesem „distalen Centralkörperknopf“ und dem proximalen Centralkörper tritt ein Verbindungsstrang auf. Der proximale Centralkörper vergrößert sich und streckt sich in der Richtung des Achsenfadens in die Länge.

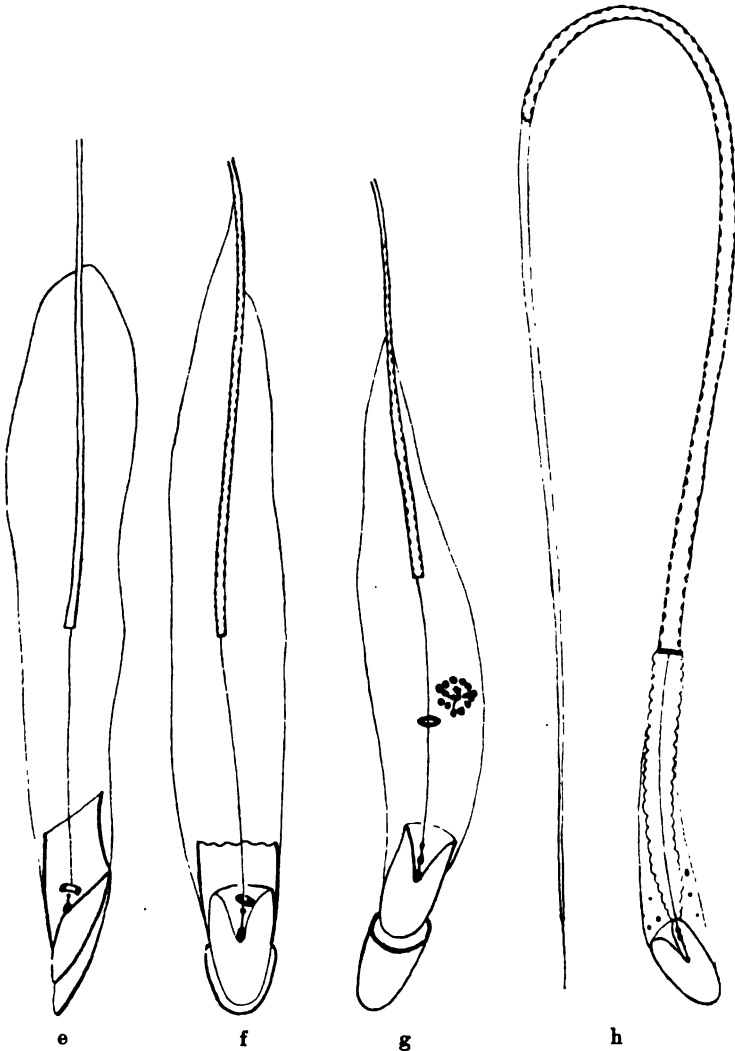


Fig. 17. Spermiogenese von *Phalangista* (nach v. Korff). Fortsetzung.

Über die Entstehung der Schwanzmanschette konnte v. Korff an seinen Präparaten nichts ermitteln. Wenn die Schwanzmanschette zuerst deutlich erkennbar ist (gleich nach Anlagerung des proximalen Centralkörpers an den Kern), hat sie sich schon ziemlich weit entwickelt. Bis zum Schlusse der zweiten Periode wächst sie bedeutend in die Länge. Ihr Längenwachstum ist jedoch ein ungleichmässiges, und zwar wird

derjenige Teil der Schwanzmanschette, der bei der Kopfdrehung nach vorn gerückt wird, bedeutend länger als der am Hinterstück des Kopfes inserierende.

Während der dritten Periode ändert der Kopf seine Form nicht, nimmt jedoch ziemlich erheblich an Volumen ab. Kurz vor der Zellsubstanzabschnürung kehrt er ganz plötzlich in die Querlage, welche er vor Beginn der Kopfdrehung hatte, zurück.

Die Kopfkappe reicht zu Anfang dieser Periode nicht mehr bis zum hinteren Rande, sondern nur bis zur Mitte des Kopfes nach hinten. Auf den späteren Stadien gleitet sie noch weiter nach vorn und sitzt dann in Gestalt eines Fingerhutes der Kopfspitze locker auf. Schliesslich sinkt sie zu einer unregelmässigen Masse zusammen und löst sich ganz vom Kopfe ab. Sie liegt dann noch eine zeitlang im Cytoplasma einer Sertolischen Zelle, um später ganz zu verschwinden. Sie bildet also bei Phalangista, wie Fürst schon für Phascogale beschrieben hatte, kein persistierendes Organ, sondern wird als überflüssig abgestossen.

Der Centralkörperring wandert nach dem Untergang der Schwanzmanschette am Achsenfaden entlang nach hinten bis an die Grenze zwischen Verbindungs- und Hauptstück des Schwanzfadens, wo er auch am reifen Samenfaden mit voller Deutlichkeit sichtbar ist. Der Verbindungsfaden zwischen distalem Centralkörperknopf und proximalem Centralkörper verlängert sich. Der proximale Centralkörper streckt sich stärker und schnürt sich dann in zwei Knöpfe durch, die zunächst dicht hintereinander liegen bleiben. Später bewegt sich der hintere von ihnen an dem Verbindungsfaden entlang kaudalwärts, bis er dem distalen Centralkörperknopf anliegt.

Die Zellsubstanz schiebt sich am Ende der dritten Periode nach vorn über den Kopf hinweg, wobei sie nur einen schmalen Streifen um das Verbindungsstück zurücklässt. Die Hauptmasse, welche den Kopf in Gestalt eines unregelmässigen Lappens überragt, wird vom Samenfaden abgeschnürt.

Die wichtigste Veränderung, welche die Spermien in der vierten Periode nach erfolgter Abstossung erleiden, ist die, dass der Kopf eine dritte Drehung ausführt, durch welche er aus der Querlage wieder in die Längslage zum Schwanzfaden gebracht wird. Sodann findet noch eine, wenn auch nur geringe Volumenverkleinerung des Kopfes statt.

6. Über Richtungsreize in der Spermiogenese.

Broman (02. 1) kommt auf Grund von Beobachtungen beim Menschen, Salamander und Haifisch zu dem sehr plausibeln Resultat,

dass die gesetzmässigen Bewegungen, welche die Organe der Spermatide (Kern, Centralkörper und Idiozom) im Beginn der Spermio-genese ausführen, von Richtungsreizen geleitet werden.

Die Centralkörperwanderung zum Kern wird durch einen Richtungsreiz dirigiert, welcher von diesem ausgeht (Karyotaxis). Der Kern bleibt bei einigen Objekten ohne jede Formveränderung, bei anderen dagegen schiebt er den Centralkörpern ein kleines Zäpfchen entgegen, welches später, nachdem die Verbindung zwischen Kern und Centralkörpern stattgefunden hat, wieder vollständig eingezogen wird. Ein derartiges Zäpfchen hat Referent bei der Ratte, Broman bei *Rana fusca* aufgefunden. Broman bezeichnet es als Empfängniszäpfchen und stellt es mit dem Empfängnishügel der Eier in Parallele. Dieses Empfängniszäpfchen beweist nach Broman, dass bei den betreffenden Objekten auch die Centralkörper einen Reiz auf den Kern ausüben (Mikrocentrotaxis). Abgestorbene (oder allzu kleine) Kerne können keinen Richtungsreiz äussern.

Bei den Selachiern wächst der proximale Centralkörper zu einem Stab aus, dessen vorderes Ende sich mit dem hinteren Kernpol verbindet. Dabei muss ein von dem hinteren Kernpol ausgehender Reiz mitspielen. Anfangs, wenn der Centralkörperstab auszuwachsen beginnt, sieht man keine Äusserung eines Karyotropismus. Später dagegen kann man häufig gewahren, dass der Centralkörperstab eine leichte Biegung gegen den Kernhinterpol hin zeigt. Diese Biegung ebenso wie das konstante Zusammentreffen mit dem hinteren Kernpol kann nur durch die Existenz eines Karyotropismus erklärt werden.

Auch die Wanderung des Idiozombläschens nach dem vorderen Kernpol scheint von einem Richtungsreiz bestimmt zu werden.

Bei den Selachiern befestigt sich das Idiozom an der am nächsten liegenden Stelle der Kernmembran, bevor noch das Hineinwachsen des proximalen Centralkörpers begonnen hat. Wenn der Kern nun in seiner Lage verharrte, würde die Folge sein, dass der hineinwachsende Centralkörperstab niemals den hinteren Kernpol treffen könnte. Dieser Konflikt wird dadurch gelöst, dass der Kern eine Rotation um etwa 180° ausführt. Nach Broman ist anzunehmen, dass dieselbe durch irgend einen Richtungsreiz geleitet wird. Am nächsten liegt es vielleicht zu glauben, dass dieser Richtungsreiz von den Centralkörpern selbst ausgehe, die entweder positiv taktisch auf den Kernhinterpol oder negativ taktisch auf den Kernvorderpol (oder beides) einwirken.

7. Über die Entstehung atypischer Spermatiden und Spermien.

Maximow (99) sah bei der Heilung von Hodenverletzungen, welche experimentell (gewöhnlich durch Einstich einer glühenden Stahlnadel) hervorgerufen waren, bei Hund, Meerschweinchen und Ratte mehrkernige Riesenspermatiden auftreten. Dieselben entstehen nach ihm entweder durch Verschmelzung von zwei oder mehreren normalgrossen Spermatiden oder aber dadurch, dass der Kern einer einfachen Spermatide zuerst hypertrophisch und hyperchromatisch wird und sich dann amitotisch teilt.

Broman (00. 1) beschreibt im Hoden von Bombinator Riesenspermatiden mit mehreren, häufig zahlreichen Kernen, und einem in der Mitte des Zelleibes gelegenen Idiozom. Die Centrankörper liegen entweder in der Mitte oder zu zweien zusammen, an der Peripherie des Idiozoms. Diese Riesenspermatiden gehen aus Riesenspermatocyten (zweiter Ordnung) auf dem Wege pluripolarer Mitose hervor.

In einer weiteren Mitteilung (00. 3) beschreibt Broman ausserdem noch kleinere Riesenspermatiden, die sich aus normal grossen Spermatoocyten zweiter Ordnung entwickeln, in der Weise, dass nach einer bipolaren Mitose die Zelleibsteilung ausbleibt. So entstehen Spermatiden, die gewöhnlich zwei, öfters ungleich grosse Kerne besitzen. Die vier Centrankörper sammeln sich entweder in der Zellmitte und ein einfaches Idiozom rekonstruiert sich um sie herum; oder aber die Centrankörperpaare bleiben voneinander entfernt liegen und werden von je einem Idiozom umgeben.

Broman erörtert nun die Möglichkeiten, die bei der Weiterentwicklung dieser Spermatiden eintreten können. In dem Falle, dass beide Kerne von sehr ungleicher Grösse sind, und ein einfaches Idiozom mit zwei Centrankörperpaaren vorhanden ist, setzt sich dieses gewöhnlich mit dem grossen Kern in Verbindung. Von den zwei Centrankörperpaaren wachsen zwei Schwänze aus, und von dem am Kern abgeplatteten Idiozom dringen zwei Spiesse in den grossen Kern hinein. Auf diese Weise entstehen zweischwänzige Riesenspermien, die einen grossen, mit zwei Spiessen versehenen Kopf haben.

Regaud (00. 1) hat bei Säugetieren (Hund, Eber und Igel) unter normalen Verhältnissen mehrkernige Riesenspermatiden beobachtet, welche durch Vermittlung von anormal verlaufenden, zwei- oder mehrpoligen Mitosen ohne nachfolgende Cytoplasmateilung entstehen.

In der Folge hat zwischen Regaud (03. 2) und Maximow (00. 1 u. 00. 2) eine Diskussion über die Genese der Riesenspermatiden statt-

gefunden. Maximow hält daran fest, dass sie Verschmelzungsprodukte einzelner Zellen seien. — Broman (02. 2) glaubt, dass beide Autoren teilweise recht haben.

Die drei Hauptarten atypischer Spermien, welche Broman (02. 2) unterscheidet (vergl. oben pag. 456), entwickeln sich nach seiner ausführlichen durch zahlreiche Abbildungen illustrierten Beschreibung sämtlich aus Spermatiden, welche durch anormal verlaufende Mitosen (von normal grossen Spermatocyten zweiter Ordnung) entstanden sind. Die Abnormalität der Mitose kann darin bestehen, dass die Chromosomen nach den beiden Spindelpolen hin ungleich verteilt werden. In diesem Falle entstehen Spermatiden, von denen die eine grösser, die andere entsprechend kleiner ist als die normalen Spermatiden. Diese Spermatiden geben Riesen- bez. Zwergspermien Entstehung. Oder aber die Abnormalität beruht auf einem Ausbleiben der Cytoplasmateilung. Dadurch können ein- bis mehrkernige Riesenspermatiden entstehen, aus denen die zweite und dritte Hauptart der atypischen Spermien hervorgeht.

Zur Genese der zweiten Hauptart (zwei bis vierschwänzige einköpfige Spermien) ist zu bemerken: Wenn alle Chromosomen zusammengeblieben sind und von einer einzigen Kernmembran umschlossen werden, wird der Kopf des werdenden Spermiums am grössten. Wenn zwei oder mehr Kerne vorhanden sind, von denen nur der eine mit den Schwanzfäden in Verbindung kommt, können zwei oder mehrschwänzige Spermien entstehen, deren Köpfe nur normalgross oder noch kleiner sind. Die schwanzlosen Kerne solcher Spermatiden werden im allgemeinen wahrscheinlich bei der Cytoplasmaabschnürung von dem sich weiter entwickelnden Spermium isoliert. Bisweilen aber sind sie wenigstens zum Teil als eingeschrumpfte Chromatinklumpchen in dem Cytoplasmarest des reifen Spermiums zu finden.

Was die atypischen Spermien der dritten Hauptart anlangt, so entstehen zweiköpfige einschwänzige Spermien in dem sehr seltenen Fall dass ein einziger Schwanzfaden sich an zwei Kernen befestigt. Zwei- oder mehrköpfige mehrschwänzige Spermien entstehen, wenn die Centralkörperpaare und hiermit die Schwänze sich an zwei oder mehr Kernen befestigen, und wenn die auf diese Weise entstehenden Bildungen bei der Cytoplasmaabschnürung nicht frei werden.

C. Wirbellose.

1. Würmer.

Katherine Foot und Ella Church Stroebe (02) haben an Samenfäden von *Allolobophora* drei Körperchen gesehen, welche ihnen als „centrosomenähnlich“ erscheinen, eines an der Basis des Spiesses, ein anderes am vorderen und ein drittes am hinteren Ende des Mittelstückes. Sie knüpfen an ihren Befund eine Betrachtung über seine morphologische und funktionelle Bedeutung an.

2. Crustaceen.

Prowazek (01) lässt in seinem „Beitrag zur Krebs spermatogenese“ die Umformung der Spermatiden zu Spermien unberücksichtigt.

Nach Louise Nichols (01) schwinden bei *Oniscus Asellus* die Zellwände zwischen den benachbarten Spermatiden, während die Kerne eine allmähliche Verlängerung und Verdichtung erfahren. Es bilden sich Gruppen von Kernen, die in einem gemeinsamen Cytoplasma liegen. In diesem letzteren entstehen Bündel von sehr langen Fasern. Dieselben sollen nach Gilson in direkter Kontinuität mit den verlängerten Kernen stehen. Davon hat Verfasserin sich nicht überzeugen können; nach ihren Beobachtungen hören die Cytoplasmafasern entweder plötzlich auf, vordem sie das vordere Ende der verlängerten Kerne erreicht haben oder die Verbindung ist so zart, dass sie sich der Beobachtung entzieht.

3. Myriopoden.

In dem „Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere“ von Korschelt und Heider (02) wird folgende Darstellung der Spermiogenese von *Lithobius forficatus* nach Untersuchungen von Tönniges gegeben.

In den jüngsten Spermatiden liegen zwei „Centrosomen“ dicht an die Zellperipherie angedrückt; sie rücken später ins Innere der Zelle hinein, wobei sie einen dünnen Faden, den Achsenfaden, mitnehmen, der sich zuerst ganz dicht an die Zellperipherie anschmiegt und erst allmählich mit dem Weiterwandern der „Centrosomen“ sich von ihr ablöst. Nachdem die „Centrosomen“ sich dem Kern angelagert haben, tritt in ihrer Umgebung eine eigentümliche Differenzierung des Cytoplasmas auf, welche anscheinend in einer Verdichtung desselben besteht, bald aber eine faserige Struktur annimmt und wahrscheinlich mit dem

vom Referenten bei Säugetieren (Meerschweinchen) beschriebenen Faserkorb zu vergleichen ist. Währenddessen hat der Kern eine längliche Form angenommen; sein Inneres hat sich in einen centralen und in einen peripheren Teil gesondert. Am vorderen Ende ist ein aus der Sphäre hervorgegangener Spitzenknopf aufgetreten.

Innerhalb des Faserkorbes vollzieht sich nun eine weitere Umwandlung der „Centrosomen“. Das distale „Centrosom“ löst sich los und rückt ins Cytoplasma hinein, wobei es eine zeitlang noch durch einen Faden mit dem proximalen in Verbindung bleibt. Das proximale „Centrosom“ wird zum Endknöpfchen; das distale dagegen legt sich in der Nähe des Endknöpfchens dem Achsenfaden an und umgiebt ihn ringförmig. Die kurze Strecke, deren Abgrenzung die beiden umgemodelten „Centrosomen“ bilden, fast Tönniges als „Mittelstück“ auf.

Nach diesem Zeitpunkte schwindet die Schwanzmanschette. Der Kern streckt sich bedeutend in die Länge; ein hinterer Abschnitt desselben erscheint homogener und stärker färbbar, verdichtet sich immer mehr und setzt sich scharf von dem übrigen Kopf ab. Später wird auch die Substanz des übrigen Kopfes immer dichter und stärker färbbar. — Schliesslich beginnt der stabförmige Kopf sich korkzieherartig zu winden.

Ich selbst habe gelegentlich (02) die ersten Umwandlungsstadien der Spermatide in den Samenfaden bei *Lithobius* studiert und dabei im Gegensatz zu Tönniges festgestellt, dass der intracelluläre Faden (Achsenfaden, Tönniges) von Centralkörpersubstanz gebildet wird. In den Spermatiden liegen, kurz nach Ablauf der zweiten Reifungsteilung, zwei Centralkörper unter der Zellperipherie, die sich mit ihrer Längsachse senkrecht zu dieser stellen. Beide Centralkörper rücken dann auf den Kern zu. Dabei bleibt der distale durch einen Faden, der aus Centralkörpersubstanz ausgesponnen wird, mit der Zellperipherie in Verbindung.

Ich möchte glauben, dass die Natur des intracellulären Fadens des sich entwickelnden Spermiums wie in diesem Falle noch häufig einen Streitpunkt bilden wird.

Ein extracellulärer Schwanzfaden, welcher von dem an die Zellperipherie anstossenden Ende des Centralkörperfadens ausgeht, kommt bei *Lithobius* nach meinen Beobachtungen anscheinend erst sehr spät (oder vielleicht überhaupt nicht?) zur Ausbildung.

Auf Grund meiner eigenen Beobachtungen möchte ich auch einen Befund der Brüder Bouin etwas anderes beurteilen, als es von diesen selbst geschehen ist.

Die Brüder Bouin (01) fanden in Spermatocyten erster Ordnung von *Lithobius* dicht neben oder an der Kernmembran ein oder zwei durch Eisenhämatoxylin färbbare Körnchen, welche wahrscheinlich die Centrankörper darstellen und in einigen seltenen Fällen den Ausgangspunkt eigentümlicher langer intracellulärer, ebenfalls schwarz färbbarer Fäden bildeten. Sie fassen diese Fäden als Achsenfäden auf, die sich in anormaler Weise vorzeitig entwickelt haben, und stellen sie mit den von mir (97. 3; 00) bei Spermatocyten von Schmetterlingen beschriebenen extracellulären Fäden in Parallele.

Meines Erachtens ist aber die substantielle Beschaffenheit der Fäden in beiden Fällen eine verschiedene. Die bei *Lithobius* beobachteten Fäden sind aus dem einen der beiden Centrankörper, durch Längenzunahme desselben, hervorgegangen, während die Fäden der Schmetterlingsspermatocyten extracellulär gewordene Mitomfäden darstellen.

Collin (01) berichtet über Eigentümlichkeiten der Spermienkopfbildung bei *Geophilus linearis*. Die färbbare Substanz des Spermatidenkerns bildet nach ihm zwei Massen. Die eine, welche in der Mitte des Kerns gelegen ist, wird gebildet durch neben einander gelagerte Chromatinkörner; die andere hat das Aussehen eines Nucleolus, wie man ihn im Kern der Spermatogonien beobachtet. An der Kernmembran liegt ein einfacher punktförmiger Centrankörper, von welchem ein „Achsenfadenrudiment“ ausgeht. Der Nucleolus liegt anfangs dem Centrankörper diametral gegenüber in unmittelbarer Nachbarschaft der Kernmembran; dann verlagert er sich und kommt mit dem Centrankörper in Berührung. Der dem Centrankörper anliegende Pol des Nucleolus spitzt sich zu, sodass der ganze Nucleolus birnförmig wird. Weiterhin scheint die Birne ihren Inhalt zu entleeren; nur ihr Kontur ist dann noch durch Eisenhämatoxylin färbbar. Später findet sich an Stelle der birnförmigen Bildung nur noch ein Körnerhaufen, welcher schliesslich verschwindet. Die andere Masse, welche sich aus Chromatinkörnern zusammensetzt, zerfällt in immer feinere Stäubchen, welche sich an der Kernmembran an der dem Centrankörper gegenüberliegenden Seite zu verdichten scheinen. Schliesslich ist sämtliches Chromatin der Spermatide durch eine dünne mit Eisenhämatoxylin schwarz färbbare Calotte repräsentiert, welche den freien Pol des Kerns bedeckt. Das Kerninnere sieht auf diesem Stadium homogen aus und ist dunkel färbbar, als wenn ein Teil des Chromatins sich im Kernsaft gelöst hätte.

4. Insekten.

Paulmier (99) lässt bei *Anasa*, einer Hemiptere, den „Nebenkern“ aus Dotterkörnern und Resten der Spindelfasern entstehen.

Zunächst hat der Nebenkern ein körniges Aussehen. Bald nach seiner Entstehung treten eine Anzahl länglicher Vakuolen in ihm auf, welche gleich darauf in kleinere zerlegt werden. Die Vakuolen verschwinden binnen kurzem vollständig. Der „Nebenkern“ wird homogen und zerfällt dann in zwei kugelige Hälften.

Das „Centrosom“ war am Ende der zweiten Reifungsteilung an der Kernoberfläche zu liegen gekommen und dann für einige Zeit den Blicken entschwunden. Es taucht nunmehr wieder auf und nimmt seine Lage zwischen den Hälften des „Nebenkerns“. Von dem „Centrosom“ wächst der Achsenfaden aus, welcher sich in die Furche zwischen den beiden Hälften des „Nebenkerns“ hineinlegt.

Die Nebenkernhälften und der Achsenfaden verlängern sich in der Folge in gleichem Masse. Der Achsenfaden wird schliesslich von der Substanz des Nebenkernes wie von einer Scheide umgeben.

Währenddessen hat der Kern die dem reifen Spermienkopf zukommende lang spindelförmige Gestalt angenommen. Der Spitzenknopf oder das Akrosom soll in einer Weise, die ich im Original nachzusehen bitte, aus einer kleinen Masse entstehen, die sich von dem grösseren „Nebenkern“ abtrennt.

Die Darstellung, welche Paulmier von der Entstehung des „Nebenkerns“ gegeben hat, stimmt, wie Paulmier selbst bemerkt, durchaus mit derjenigen von Henking bei *Pyrrhocoris* überein. Weder Henking noch Paulmier haben erkannt, dass die von ihnen beschriebenen „Dotterkörnchen“ mit den Cytomikrosomen von v. la Valette St. George (den Mitochondrien Bendas) identisch sind. Eine Beteiligung von Spindelfasern am Aufbau des Nebenkerns lässt sich aus den Figuren beider Autoren nicht ersehen; ich möchte dieselbe auf Grund meiner eigenen Befunde bei *Pygaera* und *Paludina* (s. unten) in Abrede nehmen. Ebenso bezweifle ich, dass die Angabe Paulmiers richtig ist, nach welcher das Akrosom aus einem Teil des „Nebenkerns“ entstehen soll. —

Bei dem zur Familie der Spinner gehörigen Schmetterling *Pygaera* habe ich (00) beschrieben, dass hier zwei verschiedene Arten von Samenfäden vorkommen. Die Spermien der einen Art sind völlig dem gewöhnlichen Typus entsprechend gebaut, diejenigen der zweiten Art dagegen sind vollständig kernlos. In meiner Arbeit aus dem Jahre 1900 habe ich mich ausschliesslich mit den ersteren befasst.

Von den Spermatocyten erster Ordnung, welche zur Entwicklung der Spermien von gewöhnlichen Typus führen, habe ich schon früher (97. 3) mitgeteilt, dass sie zwei oberflächlich gelegene V-förmige Centralkörper besitzen, von deren freien, an die Zellperipherie anstossenden Enden je ein feiner Faden ausgeht. Diese Fäden sind die vorzeitig zur Entwicklung kommenden Achsenfäden der Spermien. Die Centralkörper brechen, nachdem sie im Beginn der ersten Reifungsteilung an die Spindelpole auseinandergerückt sind, etwa auf dem Stadium der Metakinese an der Knickungsstelle des V durch. Dadurch entstehen an jedem Spindelpol zwei Stäbchen, welche jedes mit einem Faden versehen sind. Diese Stäbchen treten nun nach Ablauf der ersten Teilung an die Pole der zweiten, welche sich an die erste unmittelbar anschliesst. Jede Tochterzelle einer Spermatocyte zweiter Generation bekommt daher nur einen Faden. Dieser Faden ist der Achsenfaden des Schwanzes des zukünftigen Spermiums. Er tritt schon in den Telophasen der letzten Reifungsteilung durch Vermittelung des Centralkörpers mit dem Kern in Verbindung. Die Fäden haben von ihrem Auftreten an während des Verlaufes der beiden Teilungen kontinuierlich an Länge und auch an Dicke zugenommen.

Meine Arbeit aus dem Jahre 1900 ist in erster Linie dem „Nebenkern“ gewidmet. Der „Nebenkern“ bildet sich, wie ich konstatiert habe, der Substanz nach unabhängig von den Spindelfasern, aus Körnern, welche bereits in den früheren Generationen der Samenzellen vorhanden sind. Diese Körner, welche zuerst von v. la Valette St. George beschrieben worden sind, sind mit den Mitochondrien Ben das identisch. Da dieselben Körner bei Säugetieren die Spirale des Verbindungsstückes bilden, so ergibt sich, dass der Spiralfaden der Säugetiere der von dem Nebenkern gebildeten Schwanzumhüllung bei Wirbellosen homolog ist.

Die in Rede stehenden Körner, Mitochondrien, erscheinen in ruhenden Spermatocyten erster Ordnung von Pygaera als kleine Bläschen, welche aus einer mit Eisenhämatoxylin schwarz färbbaren Schale und einem hellen Inhalt bestehen. Während der Reifungsteilungen lagern sie sich zu Ketten (Chondromiten) zusammen, welche in der Richtung der Spindelachse verlaufen und eine die achromatische Spindel umgebende Tonne bilden, welche ebenso wie die Spindel bei der Zellleibsteilung halbiert wird. Diese Ketten verschmelzen nach mehrfachen Umwandlungen in den Spermatiden zu einem einheitlichen Körper, dem „Nebenkern“ oder Mitochondrienkörper. Derselbe ist von kleinen hellen Vakuolen durchsetzt und an der Peripherie mit grösseren ebensolchen bedeckt (Fig. 18a). Auf einem weiteren Stadium besteht er aus einer

centralen Kugel, welche von einer hellen, nach aussen durch eine deutliche Membran abgegrenzten Zone umgeben wird. Die helle Zone wird von radiären Balken durchsetzt, welche als Fortsätze der centralen Kugel erscheinen (Fig. 18b). Die radiären Fortsätze verschwinden bis auf einen, welcher sich nach derjenigen Stelle der Umhüllungsmembran

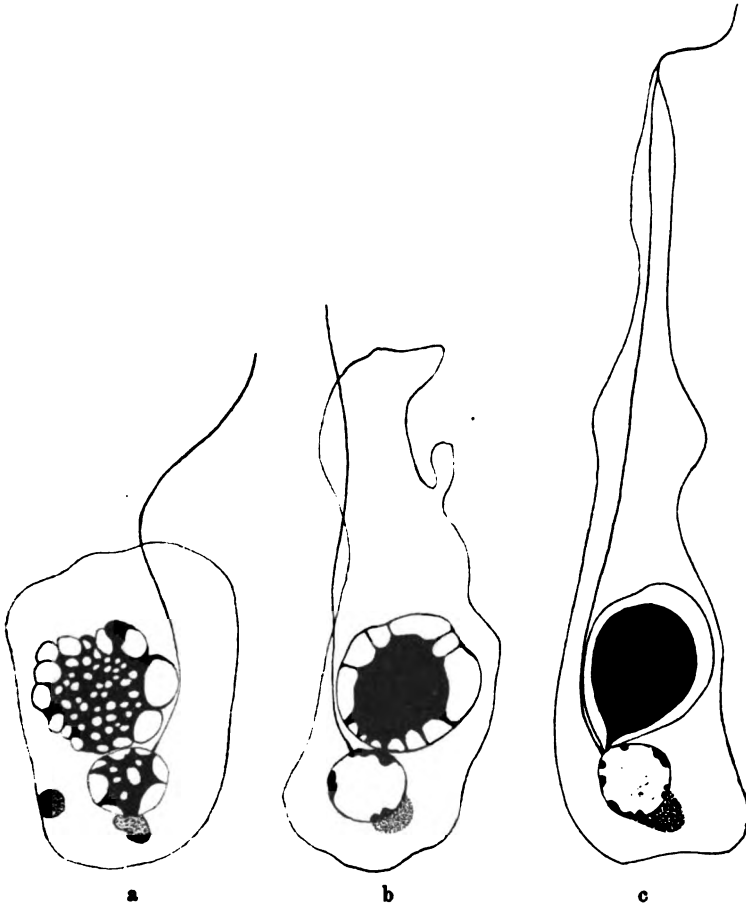


Fig. 18. Erste Stadien der Spermiogenese von *Pygaera*.

erstreckt, welche dem Kern anliegt. Dieser Fortsatz bildet eine vordere Spitze, mit welcher die Kugel in der Nähe des Schwanzfadenursprunges am Kern befestigt ist. Der Achsenfaden verläuft über die Umhüllungsmembran weg nach hinten (Fig. 18c). Das ganze Gebilde streckt sich dann spindelförmig in die Länge. Auf einem noch späteren Stadium sind aus der Substanz des Mitochondrienkörpers, nachdem er sich noch erheblich weiter verlängert hat, eine Anzahl Fäden hervorgegangen,

welche den Achsenfaden rings umgeben und parallel mit ihm nach hinten verlaufen.

Im Anschluss an meine eigenen Beobachtungen habe ich die umfangreiche Litteratur des sog. Nebenkerns einer kritischen Sichtung unterworfen. — In einer weiteren Arbeit, welche erst während der Drucklegung meines Berichtes erschienen und daher hier nicht besprochen ist¹⁾, habe ich die Entwicklung der zweiten (kernlosen) Art von Samenfäden von *Pygaera* dargestellt.

Prowazek (01) macht folgende Angaben über die Histogenese der Samenfäden des Nashornkäfers (*Oryctes nasicornis*). Im Kern der Spermatiden taucht frühzeitig ein Nucleolus auf, welcher sich „an der Bildung der dunklen Granulation im Spitzenteil des Spermatozoenkopfes“ beteiligen soll. „Von dem Centrosom, das auch hier die Gestalt eines Diplosomas besitzt, geht peripheriewärts ein äusserst feiner Endfaden aus“. Über die Bildung des „anderen, vorläufig intracellulären Achsenfadens“ war ein klares Bild nicht zu erhalten; da er aber auf späteren Stadien an seinem distalen Ende ein minutiöses Körnchen trägt, proximal aber das kernwärts wandernde Centrosom oder einen Teil dieses führt, so glaubt Prowazek, dieselbe Bildungsgeschichte des Achsenfadens wie bei *Helix* annehmen zu müssen; der intracelluläre Achsenfaden würde also „aus den der Centralspindel entsprechenden Mitomfäden, die sich zwischen der proximalen und distalen Centrosomhälfte ausspannen“, entstehen. — Ich möchte meinerseits glauben, dass diese Annahme für *Oryctes* ebenso unrichtig wie für *Helix* ist.

Die Mitochondrien verbinden sich zu einem kugeligen, an frischen Präparaten olivgrünlichen „Nebenkern“. Der Achsenfaden verläuft anfangs an der Oberfläche dieses Gebildes, das bald durch ihn durchgeschnürt und in zwei Hälften zerlegt wird; später gewinnt der Nebenkern fibrilläres Aussehen und es gehen aus ihm zwei fadenförmige Differenzierungen, die den Achsenfaden begleiten, hervor.

Baumgartner (02) hat unter Leitung von Mc Clung die Umbildung der Spermatide in den Samenfaden bei *Gryllus assimilis* unter besonderer Berücksichtigung des „Nebenkerns“ untersucht. Er ist dabei zu der Auffassung gekommen, welche früher besonders v. Erlanger und Calkins vertreten haben, dass der „Nebenkern“ von den Spindelfasern abstammt. Baumgartner beschreibt, dass die Spindelfasern nach Ablauf der zweiten Reifungsteilung sich zusammenziehen und ver-

¹⁾ Fr. Meves: Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung, nach Beobachtungen an *Paludina* und *Pygaera*. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 61, 1902.

einigen und dadurch kürzer, dicker und weniger werden. Dann biegen sie sich zusammen und bilden einen gestreiften Körper, den Nebenkern. Der Nebenkern beginnt dann im Centrum eine Ansammlung von „dunklerem Material“ zu zeigen, welche von einem hellen, gegen das Cytoplasma durch eine stark färbbare Membran abgeschlossenen Raum umgeben ist. In diesem Zustande persistiert er eine zeitlang, dann verlängert er sich und zieht sich am Achsenfaden herunter.

Ich für meine Person möchte nach den beigegebenen Abbildungen glauben, dass die Gebilde, welche Baumgartner als Spindelfasern bezeichnet, in Wirklichkeit Chondromiten darstellen; wie mir scheint, hat Baumgartner die Spindelfasern überhaupt nicht zu Gesicht bekommen. —

Bei verschiedenen Insekten ist in letzter Zeit von amerikanischen Forschern ein zuerst von Henking entdecktes Chromatinelement näher studiert worden.

Henking fand 1891 bei *Pyrrhocoris*, einer Hemiptere, dass bei der letzten Teilung der Spermatocyten das Chromatin ungleich geteilt wird, derart, dass die eine Spermatide nur 11 Chromosomen erhält, die andere dagegen ausser den 11 Schwesterchromosomen noch ein ungeteilt bleibendes Chromatinelement, welches wahrscheinlich als Nucleolus anzusehen ist. Daraus resultiert, dass bei *Pyrrhocoris* zwei verschiedenwertige Arten von Spermatiden und Spermien vorhanden sind.

Henking beschreibt, dass dieses Element in der Hälfte sämtlicher Spermatiden noch lange zu erkennen ist, überhaupt so lange, als es durch seine Gestalt und seine intensive Färbung sich von seiner Umgebung abheben kann. Später ist es nicht mehr möglich, das Fehlen oder Vorhandensein noch festzustellen, da der Kern sich gleichmässiger und intensiver färbt und glänzender wird.

Dieses Chromatinelement bzw. ein solches, welches damit homologisiert wird, ist neuerdings von Montgomery iun. bei *Pentatoma* unter der Bezeichnung „Chromatinnucleolus“, von Paulmier bei *Anasa* als „kleines Chromosom“, von Mc Clung als „accessorisches Chromosom“ bei der Locustide *Xiphidium* und bei Akrididen beschrieben und in frühere Zellgenerationen zurückverfolgt worden. Mc Clung hat es bei Orthopteren, Hemipteren, Neuropteren, Coleopteren und Lepidopteren gesehen und zweifelt nicht, dass es ein konstantes Element der männlichen Keimzellen bei allen Insekten sei. Während es aber nach Henking, dem sich Paulmier für sein Objekt anschliesst, ungeteilt in den einen Tochterkern übergeht, finden Montgomery iun. für Penta-

toma, Mc Clung für *Xiphidium*, dass es sich bei beiden Mitosen der Reifungsperiode in derselben Weise wie die Chromosomen teilt.

Unter diesen Umständen scheint mir eine Vermutung, welche Mc Clung hinsichtlich der Natur des in Rede stehenden Gebildes geäußert hat, einstweilen noch auf etwas schwachen Füßen zu stehen. Mc Clung möchte das „accessorische Chromosom“ als Geschlechtsdeterminanten auffassen und zwar als Träger derjenigen Eigenschaften, die dem männlichen Organismus zukommen. Diese Ansicht könnte meines Erachtens vertreten werden, wenn das accessorische Chromosom in der That überall ungleich auf die Spermatiden verteilt würde; was aber eben, nach den Angaben von Montgomery jun. und von Mc Clung selbst, nicht der Fall zu sein scheint.

In den Spermatiden von *Xiphidium* beteiligt sich das accessorische Chromosom nach Mc Clung in hervorragender Weise am Aufbau des Kopfes; es wird vakuolisiert und bildet eine Bedeckung des Kernbläschens.

5. Mollusken.

Eine Reihe von Mitteilungen (von Godlewsky jun., Benda, v. Korff, J. Nussbaum und von Prowazek) liegen über die Spermiogenese von *Helix* vor.

E. Godlewsky jun. (97) beschreibt in den Spermatiden von *Helix pomatia* einen einzigen Centralkörper, welcher in der Nähe des Kerns als ein kleines schwarz tingierbares Körperchen an der Spitze eines „Zugfaserkegels“ gelegen ist, der sich von der letzten Reifungsteilung her erhalten hat. Der Centralkörper nimmt in späteren Umwandlungsstadien die Gestalt einer platten, rundlichen Scheibe an, aus welcher später ein kurzer Fortsatz in der Richtung gegen den Kopf hin wächst. „Bei Seitenansicht gewinnt man den Eindruck, als hätte das Centrosoma die Gestalt des Buchstabens T, dessen horizontaler Arm nach unten gegen die Geißel hin, der vertikale nach oben gegen den Spermakopf hin gerichtet ist“. Das auf diese Weise umgestaltete „Centrosom“ soll weiter in eine am hinteren Pol des Kerns auftretende Einbuchtung hineingelangen und schliesslich in dieselbe aufgenommen, von ihr völlig verdeckt werden.

„Die Zugfasern der letzten karyokinetischen Figur setzen auch in den zur Ruhe zurückgekehrten Spermatiden das Centrosoma mit dem Kern in Verbindung und sind auch während der Umwandlungsperiode nachweisbar. Die Basis des achromatischen Faserkegels ist gegen den sich aus dem Kern bildenden Kopf gerichtet, das Centrosoma bildet die

Spitze des Kegels. In späteren Entwicklungsstadien des Spermatozoons wird die fibrilläre Struktur verwischt, so dass der Kegel sich durch fast homogenes Aussehen kennzeichnet. Dieser Kegel verbindet den Samenfadenskopf mit der Ansatzstelle des Achsenfadens (dem Centrosoma), er verdient also den Namen „Verbindungsstück“ (Mittelstück). Das Verbindungsstück muss, wie aus der obigen Schilderung von selbst hervorgeht, im ganzen die Schicksale des Centrosomas teilen. Wenn

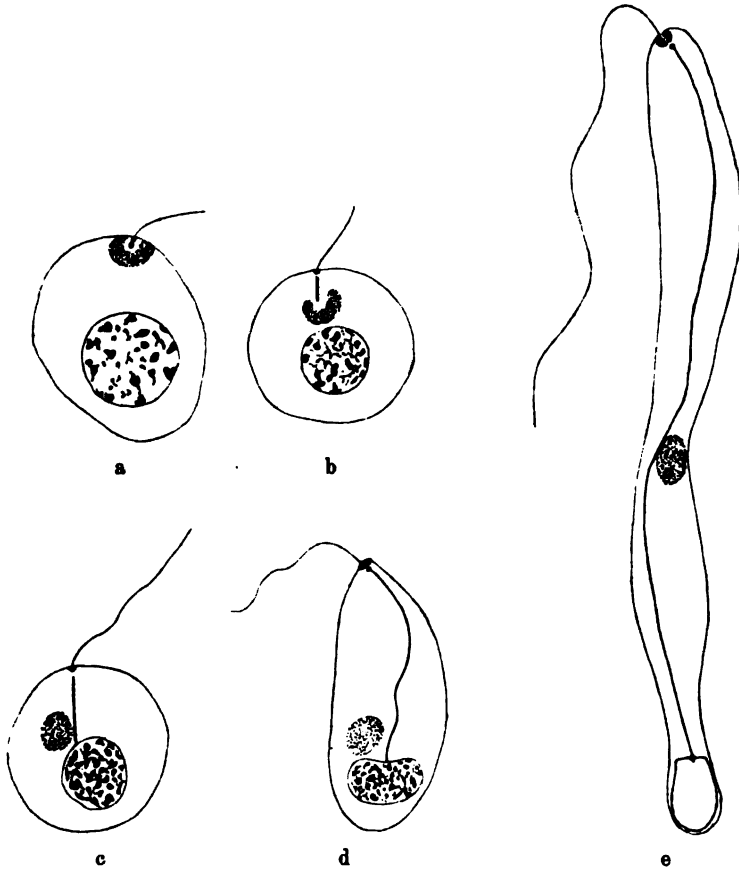


Fig. 19. Spermiogenese von *Helix pomatia* (nach v. Korff).

das letztere nämlich durch den sich nach hinten vorschiebenden Rand der chromatischen Substanz umfasst und verdeckt wird, sich somit der weiteren Beobachtung entzieht, muss dasselbe mit dem Verbindungsstück geschehen“.

Benda sagt in einem, Ende Juli 1898 gehaltenen Vortrag: „Bei den Gastropoden bin ich meines Wissens der erste, der die Centralkörper und das Ringkorn gesehen hat. Dieselben liegen ebenfalls

an der Zellperipherie, weit vom Kern getrennt, und tragen den Achsenfaden, der durch den Ring aus der Zelle hervorragt. Das Korn verlängert sich äusserst schnell zu einem langen, meist leicht geschweiften Stab, der sich an den Kern anlegt, diesen darauf nierenförmig vom hinteren Pol einstülpt und mit ihm verwächst. Das centrosomale Mittelstück verlängert sich hier ganz ausserordentlich bis zu einem Vielfachen des Kerns, sodass es eigentlich die Hauptsache der langen Spermien bildet. Der Ring, den Prenant offenbar gesehen, aber als Kügelchen abgebildet hat, nimmt die Form eines Turbans oder eines halbkugeligen Näpfchens an“.

Weiter teilte dann Suzuki in einer aus dem Kieler anatomischen Institut hervorgegangenen Arbeit (September 1898) anmerknungsweise mit, dass die Centralkörper sich nach den Beobachtungen des Referenten und v. Korffs (welche völlig unabhängig von denen Bendas erhoben waren) bei der Spermio-genese von *Helix* ebenso verhalten, wie er (Suzuki) es für *Selachier* beschrieben habe.

v. Korff, welchem ich die Veröffentlichung unserer gemeinsamen Befunde überlassen hatte, beschreibt dieselben (99) etwa folgendermassen. In Zellen, welche die zweite Reifungsteilung soeben überstanden haben, liegen die Centralkörper an einer Stelle unmittelbar unter der Zellperipherie im Mittelpunkt einer Strahlung, deren Radien mantelförmig den Kern umfassen. Statt der bei anderen Zellen üblichen Zahl zwei finden sich hier meistens drei Centralkörper, welche die Ecken eines kleinen gleichschenkeligen Dreieckes bilden, dessen Basis der Zellwand parallel läuft; der an der Spitze des Dreieckes gelegene Centralkörper liegt fest an der Zellwand (zuweilen sieht es sogar so aus, als wenn er in ihr selbst läge oder durch sie hindurch nach aussen verlagert wäre), und ist meistens kleiner als die beiden anderen. Auf der Kernseite sind die Centralkörper von einer homogen aussehenden undeutlich konturierten Masse (*Idiozom*) umgeben.

Auf einem folgenden Stadium findet man regelmässig statt drei Centralkörpern nur zwei, deren Verbindungslinie zur Zellperipherie senkrecht gerichtet ist. Von dem distalen geht ein feines Fädchen ab, welches die erste Anlage des extracellulären Schwanzfadens darstellt. Der proximale Centralkörper wächst darauf zu einem Stab aus, welcher immer mehr an Länge zunimmt. Schliesslich erreicht er mit seinem vorderen Ende den Kern und verbindet sich mit ihm. Das *Idiozom* wird durch den wachsenden Stab zur Seite geschoben. Der distale Centralkörper nimmt währenddessen zunächst an Grösse zu und wächst dann zu einer kleinen Scheibe in die Breite.

Der aus dem proximalen Centralkörper hervorgegangene Stab erfährt in der Folge ein ausserordentlich starkes Wachstum; die ganze Zelle streckt sich stark in die Länge, der Kern bildet sich zum Spermienkopf um, wobei er sich am hinteren Pol einbuchtet. Am vorderen Ende des Centralkörperstabes bildet sich eine Verdickung aus, welche in den Kern hinein vorragt; am hinteren Ende finden sich statt der einen Scheibe später deren zwei, eine kleine vordere und eine grössere hintere, von denen die letztere in der Mitte perforiert ist. Benda scheint nur eine gesehen zu haben. v. Korff möchte glauben, dass die kleine vordere Scheibe sich von der grösseren hinteren abgeschnürt hat, dass also beide Scheiben Abkömmlinge des distalen Centralkörpers darstellen. Die weiteren Schicksale der beiden Scheiben zu verfolgen, ist v. Korff nicht gelungen.

J. N u s b a u m (99), welcher die Entstehung des Spermiums aus der Spermatide bei *Helix lutescens*, einer *Helix pomatia* nahestehenden Art, studiert hat, beschreibt, dass die chromatische Substanz des Spermatidenkernes sich zunächst sehr stark verdichtet. Der Kernsaft entweicht nach aussen und sammelt sich zum grössten Teil an dem künftigen vorderen Pole des Kernes, teilweise aber auch an dem künftigen hinteren Pole desselben, wobei die Kernmembran vorn und hinten von der Kernsubstanz abgehoben wird. Das Kernkörperchen wandert aus dem Kern heraus und wird zum Spitzenteil (Spitzenknopf) des Kopfes umgewandelt. Von den zwei „Centrosomen“, die durch eine cytoplasmatische Centrodese verbunden sind, nimmt das grössere in Seitenansicht etwa die Form eines



Fig. 20. In Umwandlung begriffene Spermatide von *Helix lutescens* (nach J. N u s b a u m).

T an, d. h. es besteht aus einer kleinen abgerundeten Scheibe und einem senkrecht dazu gestellten Stab. Es nähert sich dann dem hinteren Kernpol, der Stab durchbricht die abgehobene Kernmembran und gelangt durch den Kernsaft nach vorn bis zur Basis des Kernes, wo er später eine kleine, aber sehr deutliche knopfförmige Verdickung zeigt, die in die trichterförmige Aushöhlung des Kernes (Kopfes) tief eindringt und mit demselben sich fest verbindet. Das kleinere distale Centrosom entfernt sich allmählich von dem proximalen, wobei zwischen beiden ein enger Streifen intensiver sich färbender Substanz hervortritt, der bald in einen scharf konturierten zarten Faden sich verwandelt. Mit dem Wachstum dieses Fadens geht das distale Centrosom zu Grunde, nachdem es vorher noch oft in zwei Körperchen, ein distales grösseres und ein proximales kleineres zerfallen ist. Der Faden ist nach N u s b a u m gleichzeitig ein

Produkt des Cytoplasmas und des distalen Centrosoms. — Der extracelluläre Schwanzfaden ist von Nusbaum anscheinend überhaupt nicht gesehen worden.

Eine weitere Mitteilung über die Spermiogenese von *Helix pomatia* stammt von Prowazek (01). Der Verf. findet in den jüngsten Spermatischen meistens zwei peripher gelegene „Centrosomen“. Anscheinend von dem distalen entwickelt sich zunächst ein extracellulärer Schwanzfaden. Das proximale „Centrosom“ rückt dann in die Tiefe, wobei zwischen ihm und dem distalen „Centrosom“ eine Art von Centrodiesmose sichtbar wird; dieselbe ist cylindrisch, weil die beiden „Centrosomen“ auf ihren einander zugekehrten Seiten Kreisgestalt angenommen haben. Das distale Centrosom strebt zusehends dem Kern zu und senkt sich schliesslich in eine Mulde der Kernmembran ein. Die Centrodiesmose, welche zwischen den beiden „Centrosomen“ ausgespannt ist, stellt den Haupt- oder Achsenfaden dar. Der Achsenfaden erreicht „wohl infolge einer Stoffinfiltration von seiten der Mitochondrienstraten“ fast plötzlich eine Affinität zum Eisenhämatoxylin. Einmal fand Prowazek den Achsenfaden an einer Stelle angerissen und konnte beobachten, „wie von dem proximalen Centrosom ein feines Fädchen — der eigentliche Schwanzfaden — in dem intracellulären Achsenfaden verlief“. Der eigentliche, extracelluläre Schwanzfaden geht nach Prowazek durch das distale Centrosom und den intracellulären Faden (Haupt- oder Achsenfaden) von dem proximalen Centrosom aus.

Im Kern haben sich die Substanzen inzwischen verdichtet. Sobald das proximale Centrosom die Kernmembran erreicht hat, senkt es sich in eine Mulde dieser ein, verbreitert sich in seinem oberen Teile etwas, während ein längerer stäbchenartiger Teil mit einem terminalen Körnchen, der in die Mulde selbst eingedrungen ist, in dieser unsichtbar wird. Der Achsenfaden wächst rasch; das distale „Centrosom“ nimmt Scheibengestalt an, verdickt sich ferner kernwärts etwas, und durch eine Art von Spaltung geht aus ihm ein noch kleineres Körnchen hervor; beide sind durchlocht, wie man auf diesem Stadium besonders bezüglich des äusseren grösseren festzustellen in der Lage ist.

Der „Spitzenteil“ des Spermienkopfes entwickelt sich aus dem Hauptkernkörperchen. Prowazek glaubt mit Sicherheit aus seinen Präparaten zu entnehmen, dass das Idiozom sich an dieser Bildung nicht beteiligt. —

Die eben referierten Darstellungen von J. Nusbaum und Prowazek erlaube ich mir ebenso wie die ältere von Godlewsky jun. in allen Punkten, in denen sie von derjenigen von v. Korff ab-

weichen, als unrichtig zu bezeichnen. Es scheint Nusbaum und Prowazek ebenso wenig wie früher Godlewsky jun. gelungen zu sein, scharfe Centralkörperfärbungen zu erhalten. Die Präparate, welche der v. Korffschen Mitteilung zu Grunde liegen, sind von mir auf der Versammlung der anatomischen Gesellschaft in Tübingen 1899 und auch sonst (privatim) wiederholt demonstriert worden; es ist leicht, sich zu überzeugen, dass sie mit der Beschreibung und den Abbildungen v. Korffs durchaus in Übereinstimmung sind.

Paludina vivipara ist bekanntlich durch den Besitz zweier verschiedener Arten von Samenfäden ausgezeichnet, welche man als haarförmige und wurmförmige unterscheidet. Die Histogenese beider Arten von Samenfäden habe ich (00) soweit beschrieben, als sie mit Bezug auf das Verhalten der Mitochondrien von Interesse ist. Über die wurmförmigen Spermien und über ihre Entwicklung habe ich unter spezieller Berücksichtigung der Reifungsteilungen 1901 auf der Bonner Anatomenversammlung vorgetragen. Eine mit vielen Abbildungen illustrierte Darstellung der gesamten Spermatogenese von *Paludina* ist in einer Arbeit enthalten, welche während des Druckes des vorliegenden Berichtes erschienen ist.

Was zunächst die haarförmigen Spermien anlangt, so habe ich (00) über ihre Entstehung folgendes festgestellt.

Im Kern der jüngsten Spermatiden ist sämtliches Chromatin unter der Membran angehäuft. In der Folge zieht es sich von dem später hinteren Pol des Kernes zurück. An dem übrigen Teil der Kernoberfläche beginnt es eine gleichmässig dicke Schicht zu bilden, welche nach hinten zu plötzlich mit scharf abgestutztem Rand aufhört. Der Kern beginnt dann sich unter Verdichtung (oder Ausstossung) des Kernsaftes zu verkleinern. Die hinteren Ränder der Chromatinschicht kommen dabei einander immer näher, sodass sie eine immer kleinere Öffnung umfassen. Vollständig schliesst sich diese Öffnung aber niemals, sondern es bleibt stets ein Loch bestehen, welches zwischen den Rändern der Chromatinblase durch die Kernmembran hindurch aus der Zellsubstanz in die Kernhöhle hineinführt. Die Chromatinschicht unter der Kernmembran lockert sich dann allmählich auf, jedoch bleibt in der Mitte des Kernes noch lange Zeit eine kleine von Kernsaft erfüllte Höhle erhalten, auch dann noch, wenn der Kern beginnt, sich zum Spermienkopf in die Länge zu strecken.

Die Centralkörper liegen nach Ablauf der zweiten Reifungsteilung unmittelbar unter der Zellperipherie. Von dem distalen wächst extracellulär ein feines Fädchen als Anlage des Schwanzes aus. Später

wandern die Centralkörper von der Zellperipherie auf den Kern zu und lagern sich dem hinteren Pol desselben an. Der distale Centralkörper wächst nach hinten in einen Faden aus, welcher bald mit seinem hinteren Ende die Zellwand erreicht und weiterhin wie die ganze Zelle an Länge zunimmt. Der proximale Centralkörper dagegen wächst in den von den Rändern der Chromatinblase gebildeten Kanal hinein; er erscheint als

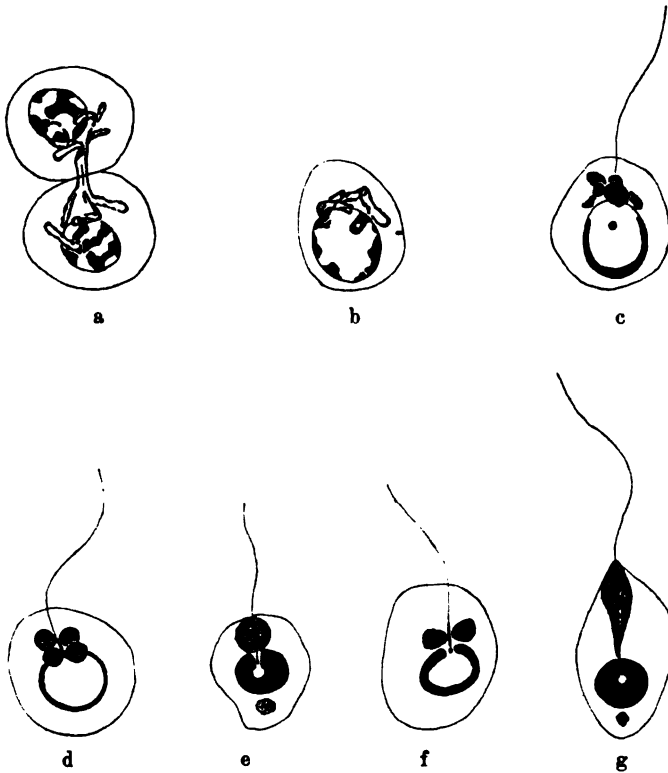


Fig. 21. a Endstadium der zweiten Reifungsteilung, b—g Entstehung der haarförmigen Spermien von *Paludina vivipara*.

einfache Fortsetzung des von dem distalen Centralkörper gebildeten Stabes; meistens ist er von diesem überhaupt nicht abzugrenzen.

Die Mitochondrien sind in den Auxocyten (d. h. Zellen der Wachstumsperiode) in der Zellsubstanz zerstreut; im Anfang der ersten Reifungsteilung ordnen sie sich zu Ringen an, welche sich später in die Länge ziehen und bei der Teilung mitzerteilt werden (Fig. 21 a). Aus diesen Fäden gehen in den Spermatiden in einer nicht näher anzugebenden Art und Weise eine Anzahl kleiner Bläschen hervor. Dieselben liegen gruppiert um die Centralkörper, welche sich mittlerweile dem Kern angelagert haben. Die Anzahl dieser Bläschen reduziert sich auf vier. Diese vier

Bläschen lassen den Centralkörperstab anfangs frei zwischen sich hindurch ziehen. Später aber schliessen sie sich auf seiner ganzen Länge eng an ihn an, wobei sie sich mit ihren Wänden aneinander legen und verschmelzen. Mit dem weiteren Wachstum des Centralkörperstabes strecken sie sich in gleichem Mass wie dieser zu immer dünner werdenden Röhren in die Länge. Die Röhren lassen anfangs kurz von dem hinteren Ende eine Auftreibung erkennen, welche jedoch mehr und mehr verstreicht, je stärker der Centralkörperstab in die Länge wächst. Schliesslich sind die vier Bläschen in eine cylindrische, auf dem Querschnitt viergeteilte Umhüllung des die Achse des „Mittelstücks“ des reifen Spermiums bildenden Centralkörperstabes umgewandelt.

Die Entstehung der wurmförmigen Spermien gestaltet sich nach meinen Beobachtungen (00 und 01) folgendermassen. Die Spermatiden der wurmförmigen Spermien besitzen einen kleinen Kern, an dessen Aufbau nur ein Chromosom von 14 in die erste Reifungsteilung eintretenden verwandt worden ist. Die übrigen 13 Chromozomen sind beim Ablauf der zweiten Reifungsteilung sämtlich in die eine Tochterzelle hineingeraten und werden hier alsbald aufgelöst. Unter der Zelloberfläche liegen an einer Stelle 12 Centralkörperstäbchen, mit ihrer Längsachse senkrecht zu dieser, welche aus Körnern entstanden sind, in welche die Centralkörper der Spermatocyten erster Ordnung im Beginn der Teilung zerfallen sind¹⁾.

Die Umwandlung in den Samenfaden beginnt damit, dass der Kern dicht an die Centralkörperstäbchen heranrückt; diese nehmen an Länge zu und werden biskuitförmig. Darauf werden ihre an die Zellwand anstossenden Enden abgeschnürt. Diese bleiben als kleine Knöpfchen an der Zellperipherie liegen. Die übrigen Teile dagegen rücken auf den Kern zu und pflanzen sich mit ihren proximalen Enden auf der Membran desselben ein. Die Teilstücke der Centralkörperstäbchen bleiben dabei durch Fäden mit einander in Verbindung. Der Kern rückt nun unter fortwährender Verlängerung dieser Fäden ins Innere der Zelle. Dabei verkleinert er sich mehr und mehr; sein Chromatin ordnet sich unter der Peripherie zu einer gleichmässig dicken Schicht an. Er rückt dann über die Zellmitte hinaus weiter, wobei er sich in der Richtung der Längsachse des entstehenden Samenfadens abplattet, berührt schliesslich die entgegengesetzte Zellwand und treibt diese fernerhin vor sich her, wobei er selbst kappenförmig über das vordere Ende der Fäden herübergestülpt wird.

¹⁾ Leider ist hier nicht der Ort, auf die höchst interessanten Reifungsteilungen der wurmförmigen Samenfäden einzugehen.

Die weitere Entwicklung besteht in einer kolossalen Längsstreckung der Spermatide, welche mit einer fortgesetzten kolossalen Verlängerung des intracellulären Fadenbündels Hand in Hand geht. Dieses Fadenbündel bildet den Achsenstrang des reifen Spermiums, während die Zellsubstanz zu einer Hülle um den Achsenstrang ausgezogen wird. Die Kopfblase sitzt schliesslich wie eine Glocke oder ein Fingerhut dem vorderen Ende des ganzen Samenfadens auf.

Die Mitochondrien haben sich nach der zweiten Reifungsteilung an einer Stelle in der Nähe der Centrankörperstäbchen zusammengehäuft. Wenn der Kern beginnt ins Innere der Zelle hineinzurücken, lagern sich die Mitochondrien dem intracellulären Fadenbündel auf und bilden Querbänder, deren Anzahl um so grösser wird, je stärker das intracelluläre Fadenbündel an Länge zunimmt. Nach Bendas Ausdruck (Diskussion zu meinem Bonner Vortrag 01) geben die Mitochondrien schliesslich einen vollkommen quergestreiften Mantel, sodass die Spermien bei Mitochondriafärbung quergestreiften Muskelbündeln ausserordentlich ähneln.

X.

Regeneration und Involution.

1901.

Von

Dietrich Barfurth, Rostock.

Litteratur.

1. Adami, J. G., On Growth and Overgrowth and on the relationship between Cell Differentiation and Proliferative Capacity; its Bearing upon the Regeneration of Tissues and the Development of Tumours. *The Medical Chronicle*, 1900.
2. Andrews, H. R., Rudimentary supernumerary digits. *Trans. Obstetrical Soc. London for the year 1900, 1901*, pag. 266—267.
3. Bardeen, C. L., On the Physiology of *Planaria maculata* with especial references to the Phenomena of Regeneration. *The American Journal of Physiological V.* 1901.
4. Barfurth, D., *Regeneration und Involution*. 1900. *Diese Ergebnisse X. Bd.*, 1901.
5. Derselbe, Ist die Regeneration vom Nervensystem abhängig? (Nach eigenen und nach Versuchen von R. Rubin.) *Verhandl. Anatom. Gesellsch. Bonn* 1901.
6. Derselbe, Biologische Untersuchungen über die Bachforelle. Mit 2 Taf. *Arch. f. mikr. Anat.* 27. Bd., 1886. (Enthält in III: Die Rückbildung nicht abgelaichter Geschlechtsstoffe bei der Bachforelle.)
7. Bartels, M., Zwei überzählige kleine Finger. *Verh. Berliner Ges. f. Anthropol., Ethnol. u. Urgesch.*, J. 1900, pag. 541—542.
8. Bataillon, E., La pression osmotique et les grands problèmes de la Biologie. Mit 1 Taf. *Archiv Entwickl.-Mechan.* XI, 1901, pag. 149 ff.
9. Berg, R. S., Das Schicksal isolierter Furchungszellen. (Referat.) *Zool. Centralbl.* Jg. 7, 1900, pag. 1—14.
10. Berlese, A., Intorno alla rinnovazione dell' epitelio del mesenteron negli artropodi tracheati. *Rendic. Seconda Assemblea ordin. Unione Zool. Ital. Napoli* 1901. *Monit. Zool. Ital.*, Anno 12, pag. 182—185.
11. Biedermann, W., Untersuchungen über Bau und Entstehung der Mollusken-schalen. *Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss.*, 36. Bd., 1901. Mit 6 Taf. 164 St.

12. Bolk, L., Kürzere Mitteilungen aus dem anatom. Institut zu Amsterdam. I. Über die Persistenz fötaler Formerscheinungen bei einem erwachsenen Mann. Mit 1 Fig. II. Über eine Wirbelsäule mit nur sechs Halswirbeln. Mit 1 Taf. Morphol. Jahrb., 29. Bd., 1900—1902, pag. 78 ff.
13. Bordage, E., Phénomènes d'autotomie observés chez les Nymphes de *Monandroptera inuncans* et de *Raphiderus scabrosus*. Compt. Rend. Paris, 1897, Bd. 124, pag. 210.
14. Derselbe, Phénomènes d'autotomie chez des *Phasmides* appartenant aux genres *Monandroptera* et *Raphiderus*. Ebenda, pag. 378.
15. Derselbe, Sur la régénération chez les *Phasmides*. Ann. Soc. Ent. France, 1898. Vol. 67, pag. 87.
16. Derselbe, Sur la régénération tétramérique du tarse des *Phasmides*. Compt. rend. Paris, 1897, Bd. 124, pag. 1536.
17. Derselbe, Régénération des membres chez les Mantides et constance de la tétramérie du tarse des membres régénérés après autotomie chez les Orthoptères pentamères. Compt. rend. Acad. Sc. Paris 1899. T. 28, pag. 1593.
18. Brindley, H. H., On certain Characters of reproduced Appendages in Arthropoda, particularly in the Blattidae. Proc. Zool. Soc. London, 1888, pag. 924.
19. Brunn, Max von, Über die Entzündung seröser Häute mit besonderer Berücksichtigung der Rolle der Serosa-Deckzellen. Mit 1 Taf. u. 3 Fig. Beitr. z. path. Anat. u. zur allg. Path., XXX. Bd., 1901, pag. 418 ff.
20. Bryn Mawr, College Monograph. Reprint Series, Vol. I, Nr. 1. Contributions from the Biological Laboratory. Bryn Mawr, Penna, U. S. A. 1901.
21. Christiani, H., Accroissement des greffes thyroïdiennes. 4 Fig. Journ. de Physiol. et de Path. génér. T. 3, 1901, pag. 22—26.
22. Dawijdoff, C., Beiträge zur Kenntnis der Regenerationserscheinungen bei den Ophiuren. Mit 2 Taf. u. 3 Fig. Zeitschr. f. wiss. Zool. 69. Bd., 1901, pag. 202 ff.
23. Driesch, H., Die organischen Regulationen. Vorbereitungen zu einer Theorie des Lebens. Mit 1 Fig. 228 St. Leipzig, 1901.
24. Derselbe, Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. 5. Ergänzende Beobachtungen an *Tubularia*. Mit 6 Fig. im Text. Archiv Entwickl.-Mechan. XI, 1901, pag. 185 ff.
25. Derselbe. T. H. Morgan, Regeneration. Referat in Archiv f. Entwickl.-Mechan. XIV., 1902, pag. 624.
26. Durlacher, Max, Beitrag zur Kenntnis der symmetrischen Missbildungen an Händen und Füßen mit Vererbung. Mit 11 Abbild. Inaug.-Diss. Kiel, 1898.
27. Fischer, Eugen, Eine persistierende Thymus. Mit 1 Zeichn. Anat. Anz. XIX, 1901, pag. 113 ff.
28. Foà, C., Sur la transplantation des testicules. Archiv. Ital. d. Biol. 35. Bd., 1901, pag. 387 ff.
29. Derselbe, Sur la greffe des ovaires. Ebenda, pag. 364 ff.
30. Fujinami, A., Über die Gewebsveränderungen bei der Heilung von Knochenfrakturen. Mit 1 Taf. u. 13 Fig. Beitr. path. Anat. u. allg. Path. 29. Bd., 1901, pag. 492 ff.
31. Fuld, E., Über Veränderungen der Hinterbeinknochen von Hunden infolge Mangels der Vorderbeine. Beitrag zur Frage nach den Ursachen der Knochengestaltung und zur Transformationslehre der Organismen. Mit 4 Taf. u. 1 Fig. Archiv Entwickl.-Mechan. XI, 1901, pag. 1 ff.
32. Gebhardt, W., Über den funktionellen Bau einiger Zähne. Mit 2 Taf. u. 21 Fig. Archiv Entwickl.-Mechan. X, 1900, pag. 135 ff. u. 263 ff.

33. Gebhardt, W., Über funktionell wichtige Anordnungsweisen der gröberen und feineren Bauelemente des Wirbeltierknochens. I. Allgemeiner Teil. (Zweiter Beitrag zur Kenntnis des funktionellen Baues tierischer Hartgebilde.) Mit 5 Taf. u. 8 Fig. Archiv Entwickl.-Mechan. XI, 1901, pag. 383 ff. — Zweite Hälfte: Theoretischer Teil. Mit 15 Fig. Ebenda, XII, 1901, pag. 1 ff. u. pag. 167 ff.
34. Ghigi, A., Sulla polidattylia dei gallinacei. Rendic. Seconda Assembl. ordin. Unione Zool. Ital. Napoli 1901. Monit. Zool. Ital., Anno 12. pag. 178—179.
35. Giard, A., L'autotomie dans la série animale. Revue scient. Sér. 8. Paris, 1887, pag. 629.
36. Godelmann, R., Beiträge zur Kenntnis von *Bacillus Rossii* Fabr. mit besonderer Berücksichtigung der bei ihm vorkommenden Autotomie und Regeneration einzelner Gliedmassen. Mit 1 Taf. Archiv Entwickl.-Mechan. XII, 1901, pag. 265 ff. u. 365 ff.
37. Goette, A., Über die Kiemen der Fische. Mit 4 Taf. u. 1 Fig. Zeitschr. f. wiss. Zool. 69. Bd., 1901, pag. 531 ff.
38. Haberer, Hans, *Lien succenturiatus* und *Lien accessorius*. 1 Taf. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., Jg. 1901, pag. 47—56.
39. Harrison, Ross Granville, On the occurrence of tails in man, with a description of the case reported by Dr. Watson. Proceedings of the Assoc. of Americ. Anatomists. 1900, pag. 141—158.
40. Hefferan, Mary, Experimente in Grafting Hydra. Mit 3 Taf. u. 2 Fig. Arch. Entwickl.-Mechan. XIII, 1901, pag. 565 ff.
41. Herbst, Curt, Über die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen. V. Weitere Beweise für die Abhängigkeit der Qualität des Regenerates von den nervösen Centralorganen. Mit 1 Taf. Archiv Entwickl.-Mechan. XIII, 1901, pag. 436 ff.
42. Derselbe, Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Ein Beitrag zum Verständnis der tierischen Embryonalentwicklung. Leipzig, 1901.
43. Herlitzka, A., Nuove ricerche sullo sviluppo dei blastomeri isolati. Riv. di Sc. biol. Anno 2, 1900, pag. 748—756.
44. Derselbe, Nouvelles recherches sur le développement des blastomères isolés. Archives Ital. de Biol. 35. Bd., 1901, pag. 182 ff.
45. Hertwig, R., Über physiologische Degeneration bei Protozoen. Sitz.-Ber. Ges. f. Morphol. u. Phys. München. Bd. 16, pag. 88—94.
46. His, W., Lecithoblast und Angioblast der Wirbeltiere. Histogenetische Studien. Mit 102 Fig. Abh. math.-phys. Kl. Königl. Sächs. Ges. Wiss. Nr. IV, 1900.
47. Derselbe, Das Prinzip der organbildenden Keimbezirke und die Verwandtschaften der Gewebe. Historisch-Kritische Bemerkungen. Archiv Anat. u. Phys., Anat. Abt. 1901.
48. Joachimsthal, Ein weiterer Beitrag zur Lehre von der Polydaktylie. 4 Fig. Fortschr. a. d. Geb. der Röntgen-Strahlen. Bd. 4, pag. 112—118.
49. Johnson, Roswell, H., Three Polymelous Frogs. 1 Taf. The Americ. Natural. Vol. 35, 1901, pag. 25—28.
50. Kallius, E., Beiträge zur Entwicklung der Zunge. I. Teil. Amphibien und Reptilien. Mit 5 Taf. u. 53 Textfig. Anat. Hefte. 16. Bd., 1901, pag. 581—760.
51. Katsurada, F., Zur Lehre von den sogenannten Dermoidcysten oder Embryonen des Eierstockes. Mit 10 Textfig. Beiträge zur pathol. Anat. u. allgem. Pathol. 80. Bd., 1901, pag. 179 ff.
52. King, Helen Dean, Observations and Experiments on Regeneration in *Hydra viridis*. Mit 31 Fig. Archiv Entwickl.-Mechan. XIII, pag. 135 ff.
53. Kuse, Über Agnathie und die dabei zu erhebenden Zungenbefunde. (Aus dem pathol. Institut in Göttingen.) Münch. med. Woch. 1901.

54. Loeb, Jacques, On the transformation of Organs. *Americ. Journ. Physiol.* Vol. 4, pag. 60—68, 1901.
55. Loeb, L., Über das Wachstum des Epithels. Mit 1 Taf. *Archiv Entwickl.-Mechan.* XIII., 1901, pag. 487 ff.
56. Lubarsch, O., Die Metaplasiefrage und ihre Bedeutung für die Geschwulstlehre. Mit 6 Abbild. *Arbeiten aus der pathol.-anat. Abteil. des Königl. Hygien. Instit. zu Posen.* Wiesbaden, 1901.
57. Derselbe, Zur Kenntnis der Knochenbildungen in der Lunge. *Verh. d. Deutsch. Pathol. Ges.* III., pag. 102 ff.
58. Lühe, M., Über lungenlose Urodelen. *Zool. Centralbl.*, Jg. 7, 1900.
59. Manasse, P., Über Vereinigung des N. facialis mit dem N. accessorius durch die Nervenpflropfung. (Grefte nerveuse.) Mit 3 Taf. u. 8 Fig. *Archiv f. klin. Chir.* 62. Bd., 1900, pag. 805 ff.
60. Marchand, F., Der Prozess der Wundheilung mit Einschluss der Transplantation. Mit 108 Abbild. Stuttgart, 1901.
61. Maurel, E., Note sur la reproduction rapide des incisives chez un cobaye adulte. *Bull. Soc. d'Hist. nat. Toulouse*, Vol. 33, 1900, pag. 177—179.
62. Maurer, F., Schilddrüse, Thymus und andere Schlundspaltenderivate bei Echidna und ihre Beziehungen zu den gleichen Organen bei anderen Wirbeltieren. *Denkschrift d. Med. Nat. Ges. Jena*, VI., 1899.
63. Derselbe, Die Schilddrüse, Thymus und andere Schlundspaltenderivate bei der Eidechse. *Morphol. Jahrb.* 27. Bd., 1899.
64. Meyer, Joh. Aug., Über Zerfallsvorgänge an Ovarialeiern von *Lacerta agilis*. Mit 2 Taf. *Anat. Hefte*. 18. Bd., 1901, pag. 71—96.
65. Monti, R., Studi sperimentali sulla rigenerazione nei *Rabdoceli marini* (*Plagiostoma Girardii* Graff). *Rendic. d. R. Istit. Lombard. di Sc. e Lett.*, Ser. 2, Vol. 33. (3 St.)
66. Derselbe, La rigenerazione nelle planarie marine. 1 Taf. *Mem. d. R. Istit. Lombard. di Sc. e Lett.*, Cl. di Sc. mat. e nat. Vol. 19, (Ser. 3, Vol. 11), 1900. (16 St.)
67. Morgan, T. H., Growth and Regeneration in *Planaria lugubris*. Mit 14 Fig. *Archiv Entwickl.-Mechan.* XIII., 1901, pag. 179 ff.
68. Derselbe, The Proportionate development of Partial Embryos. Mit 1 Fig. Ebenda, pag. 416 ff.
69. Derselbe, Further Experiments on the Regeneration of *Tubularia*. Mit 25 Fig. Ebenda, pag. 528 ff.
70. Derselbe, Regeneration. New-York und London, 1901.
71. Derselbe, Regeneration in the Egg, Embryo and Adult. *The American Naturalist*. Vol. XXXV, 1901, pag. 949—973.
72. Derselbe, Regeneration and Liability to Injury. *Science*, 1901, pag. 235—248.
73. Derselbe, Regeneration of proportionate Structures in *Stentor*. Reprint from *Biological Bulletin*. Vol. II, Nr. 6, Boston, U. S. A., 1901, pag. 311—328.
74. Derselbe, The Problem of Development. Reprinted from the *International Monthly* for March, 1901.
75. Derselbe, The Factors that determine Regeneration in *Tubularia*. Reprint from *Biological Bulletin*. Boston, 1901.
76. Mühlmann, M., Weitere Untersuchungen über die Veränderungen der Nervenzellen in verschiedenem Alter. Mit 2 Taf. *Archiv mikr. Anat. u. Entw.* 58. Bd., 1901, pag. 231 ff. (Auch: *Anat. Anz.* 19. Bd., 1901, pag. 377 ff.)
77. Noll, F., Über die Umkehrungsversuche mit *Bryopsis* nebst Bemerkungen über ihren zelligen Aufbau (Energiden). *Ber. d. d. bot. Ges.* 1900. 18. pag. 444—451. Referat von Küster: *Botan. Zeitg.* 1901, pag. 165.

78. Nusbaum, Josef, Vergleichende Regenerationsstudien. I. Über die morphologischen Vorgänge bei der Regeneration des künstlich abgetragenen hinteren Körperabschnittes bei Enchytraeiden. Mit 2 Taf. Polnisches Archiv f. biol. und mediz. Wiss. I. Bd., 1901.
79. Nussbaum, M., Rückbildung embryonaler Anlagen. Mit 3 Taf. Archiv mikr. Anat. u. Entw. 57. Bd., 1901, pag. 676 ff.
80. Oderfeld, H. und Steinhaus, J., Zur Kasuistik der Knochenmetastasen von normalem Schilddrüsengewebe. Centralblatt f. allg. Path. u. path. Anat. XII., 1901, pag. 209. (Versprengte Teile der Schilddrüse am Tuber frontale.)
81. Orth, J., Arbeiten aus dem pathologischen Institut in Göttingen. 8. Bericht. Nachricht. d. K. Ges. d. Wiss. zu Göttingen. Math.-physik. Kl. 1901.
82. Peter, Karl, Mitteilungen zur Entwicklungsgeschichte der Eidechse. II. Die Schlundapalten in ihrer Anlage, Ausbildung und Bedeutung. Mit 3 Taf. u. 2 Fig. Arch. mikr. Anat. u. Entw. 57. Bd., 1901, pag. 705 ff.
83. Piccoli, J., Sulla rigenerazione parziale della prostata. 1 Taf. Arch. per la Sc. med. Vol. 24, pag. 253—270, 1901.
84. Pollack, K., Beiträge zur Metaplasiefrage. Mit 6 Abbild. Arbeiten aus der pathol.-anat. Abteil. d. Kgl. Hyg. Instit. zu Posen. Wiesbaden, 1901.
85. Derselbe, Über Knochenbildungen in der Lunge. (Aus der Pathol.-anat. Abteil. d. Kgl. hyg. Instituts in Posen. Vorstand: Prof. Dr. O. Lubarsch.) Virchows Archiv. 165. Bd. 1901. Mit 2 Taf.
86. Poggi-Escot, E., La spécificité cellulaire. Rev. scientif. 1900, pag. 198—202.
87. Prowazek, S., Beiträge zur Protoplasma physiologie. Biol. Centralbl. 21. Bd., 1901, pag. 87 ff.
88. Derselbe, Transplantations- und Protoplasma studien an Bryopsis plumosa. Ebenda, pag. 283 ff.
89. Przibram, H., Experimentelle Studien über Regeneration. I. Mit 4 Taf. Archiv Entwickl.-Mechan. XI. Bd., 1901, pag. 321. II. Mitteilung: Crustaceen. Ebenda, XIII. Bd., 1901, pag. 507 ff. Mit 2 Taf.
90. Purpura, F., Contribution à l'étude de la régénération des nerfs périphériques chez quelques mammifères. Arch. Ital. de Biol. Vol. 35, pag. 273—278.
91. Rabes, Otto, Über Transplantationsversuche an Lumbriciden. Biol. Centralbl. 21. Bd., 1901. (Aus dem zool. Institut in Marburg.)
92. Derselbe, Transplantationsversuche an Lumbriciden. Histologie und Physiologie der Transplantationen. Mit 9 Taf. und 7 Fig. Archiv Entwickl.-Mechan. XIII., 1901, pag. 239 ff.
93. Randolph, Robert L., The Regeneration of the Crystalline Lens. 6 Fig. Contributions to the Sc. of Med., dedicated by his Pupils to Will. Henry Welch (Festschrift), and Vol. 9 of the Johns Hopkins Hospital Reports 1900, pag. 237—263.
94. Rauber, A., Atlas der Krystallregeneration. Siebentes oder Schlussheft. Hohlflächen, in 24 photogr. Tafeln nebst 2 Beilagen. Berlin, 1901.
95. Reinke, Fr., Die Regeneration der Linse und ihr Verhältnis zum Zweckbegriff. Sitz.-Ber. d. naturf. Ges. Rostock, 1902, Nr. 1. (Januar.)
96. Derselbe, Grundzüge der allgemeinen Anatomie. Wiesbaden, 1901.
97. Riegenbach, Em., Beobachtungen über Selbstverstümmelung. Mit 6 Fig. Zool. Anz. 24. Bd., 1901, pag. 587 ff.
98. Rörig, A., Über Geweihentwicklung und Geweihbildung. III. Abschnitt. Die normale Geweihentwicklung und Geweihbildung in biologischer und morphologischer Hinsicht. Mit 4 Fig. Archiv Entwickl.-Mechan. XI., 1901, pag. 65 ff.
99. Derselbe, Über Geweihentwicklung und Geweihbildung. IV. Abschnitt. Abnorme Geweihbildungen und ihre Ursachen. Mit 4 Taf. Ebenda, pag. 225 ff.

100. Roux, W., Über die Selbstregulation der Lebewesen. *Archiv f. Entwickl.-Mechan.* XIII., 1902, pag. 610 ff.
101. Derselbe, Hans Driesch, Die organischen Regulationen. Referat. Ebenda, pag. 651.
102. Derselbe, Carl Herbst. Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Ebenda, pag. 653.
103. Salomonson, J. K., A. Wertheim, Ein seltener Fall von Polydaktylie. 2 Fig. *Fortachr. a. d. Geb. d. Röntgenstrahlen.* 4. Bd., pag. 42—43.
104. Saltykow, S., Neue Versuche über die Vita propria. (Nachtrag zu der Arbeit: Über Transplantation zusammengesetzter Teile.) Mit 1 Taf. *Archiv Entwickl.-Mechan.* XII., 1901, pag. 656 ff.
105. Schultz, Eugen, Über Regeneration bei Polycladen. *Zool. Anz.* 24. Bd., 1901, pag. 527 ff.
106. Sobotta, J., Neuere Anschauungen über die Entstehung der Doppel(miss)bildungen mit besonderer Berücksichtigung der menschlichen Zwillingsgeburten. *Würzburger Abhandl. a. d. Gesamtgebiete d. prakt. Medizin.* Bd. 1 (21 pag.)
107. Spemann, H., Entwicklungsphysiologische Studien am Tritonei. Mit 1 Taf. u. 24 Fig. *Archiv Entwickl.-Mechan.* XII., 1901, pag. 224 ff.
108. Derselbe, Über Korrelationen in der Entwicklung des Auges. Mit 11 Abbild. *Verh. Anat. Ges. in Bonn* 1901, pag. 61 ff.
109. Derselbe, Experimentelle Erzeugung zweiköpfiger Embryonen. *Sitz.-Ber. physik.-med. Ges. Würzburg*, 1900.
110. Stevens, N. M., Notes on Regeneration in *Planaria lugubris*. Mit 1 Tafel und 2 Fig. *Arch. Entwickl.-Mechan.* XIII., 1901, pag. 396 ff.
111. Derselbe, Regeneration in *Tubularia mesembryanthemum*. Mit 1 Taf. u. 1 Fig. Ebenda, pag. 410 ff.
112. Strahl, H. und Henneberg, B., Über Rückbildungserscheinungen am graviden Säugetieruterus. *Anat. Anz.* X., 1901.
113. Tempel, Zum Vorkommen der Polydaktylie bei unseren schlachtbaren Haustieren. *Zeitschr. f. Fleisch- u. Milchhygiene.* Jahrg. 14, 1899, pag. 232.
114. Tornier, G., Überzählige Bildungen und Bedeutung der Pathologie für die Bionotechnik. *Verh. d. V. Internat. Zool.-Kongresses* Berlin, 1901.
115. Derselbe, Neues über das natürliche Entstehen und experimentelle Erzeugen überzähliger und Zwillingsbildungen. Mit 5 Fig. *Zool. Anz.* 24. Bd., 1901, pag. 488 ff.
116. Derselbe, Bein- und Fühlerregeneration bei Käfern und ihre Begleiterscheinungen. Mit 5 Fig. Ebenda, 1901, pag. 634 ff.
117. Towle, Elizabeth W., On muscle Regeneration in the limbs of *Plethodon*. Reprint from *Biological Bulletin.* Vol. II, Nr. 6. Boston, U. S. A., 1901.
118. Treves, M., Intorno al fenomeno della striatura ungueale trasversa ed all'attività di rigenerazione dell tessuto corneo negli alienati. *Arch. di Psich., Sc. penali ed Antropol. crim.*, Vol. 21, pag. 476—477.
119. Virchow, H., Fächer, Zapfen, Leiste, Polster, Gefäße im Glaskörperraum von Wirbeltieren, sowie damit in Verbindung stehende Fragen. *Diese Ergebnisse* X, 1900. (Behandelt „rudimentäre Augen“ pag. 842.)
120. Wendelstadt, H., Über Knochenregeneration. Experimentelle Studie. Mit 3 Taf. *Arch. mikrosk. Anat. u. Entw.* Bd. 57, 1901, pag. 798 ff.
121. Winkler, Hans, Über Merogonie und Befruchtung. Mit 3 Fig. *Jahrbücher für wiss. Botanik*, Bd. XXXVI, 1901.
122. Wolff, Gustav, Entwicklungsphysiologische Studien. II. Weitere Mitteilungen zur Regeneration der Urodelenlinse. Mit 2 Taf. u. 1 Fig. *Archiv f. Entwickl.-Mechan.* XII., 1901, pag. 307 ff.

123. Wolff, Gustav, Die physiologische Grundlage der Lehre von den Degenerationszeichen. Mit 4 Textfig. Virchows Arch. 169. Bd., 1902, pag. 308 ff.
124. Zabel, E., Varietäten und vollständiges Fehlen des Thränenbeins beim Menschen. Anat. Hefte, 15. Bd., 1900. (Aus dem anat. Institut in Rostock.)
125. Ziegler, Kurt, Zur Postgenerationsfrage. Anat. Hefte, 19. Bd., 1901.

Inhalt.

	pag.
A. Regeneration	524
I. Regenerationsähnliche Erscheinungen an Krystallen	524
II. Regeneration bei Pflanzen	525
III. Regeneration und verwandte Erscheinungen bei Tieren	526
a) Regeneration bei Protozoen	526
b) Regeneration von isolierten Blastomeren aus. Postgeneration	528
c) Regeneration und Transplantation von Körperteilen bei wirbellosen Metazoen	532
d) Regeneration von Körperteilen bei Wirbeltieren	552
e) Regeneration der Gewebe und verwandte Erscheinungen. Transplantation, Metaplasie, Entstehung der Geschwülste	552
IV. Zusammenfassende Besprechung	564
B. Involution	576
I. Involution von Zellen	576
II. Involutionen von Organen und Körperteilen bei Metazoen	578

Das vorr mir zu besprechende Gebiet der Regeneration hat im letzten Jahre eine zusammenfassende Behandlung von zwei Forschern erfahren, die auf dem Gebiete experimenteller Biologie zu den hervorragendsten gehören: H. Driesch und T. H. Morgan. Driesch bringt in seinem Werke über die „organischen Regulationen“ den sehr beachtenswerten Entwurf einer analytischen Theorie der Regeneration, und Morgan behandelt in übersichtlicher Darstellung alle neueren Experimente und Theorien der Regeneration.

Die allgemeinen Erscheinungen bei der Wundheilung und Transplantation sind sodann von Marchand sehr eingehend und sorgfältig zusammengestellt worden. Seine Arbeit wird besonders den Pathologen und Klinikern willkommen sein.

Endlich sei noch verwiesen auf die zusammenfassende Darstellung der Regenerationsprobleme in den „Grundzügen der allgemeinen Anatomie“ von Fr. Reinke, der mit W. Roux und mir zwischen direkter,

typischer und indirekter, regenerativer Entwicklung unterscheidet und als Regulationsvorgänge die Postgeneration und Regeneration, die Transplantation und gewisse Korrelationen z. B. die zwischen Geschlechtsdrüsen und sekundären Sexualcharakteren, erörtert hat.

A. Regeneration.

I. Regenerationsähnliche Erscheinungen an Krystallen.

A. Rauber hat seine Versuche über die Regeneration der Krystalle vorläufig abgeschlossen mit einer Untersuchung der Umbildung sphärischer Hohlflächen verschiedener Orientierung und mit ihrer Kombination mit Kegel und Cylinder.

Ein volles Verständnis dieser Vorgänge und der sie darstellenden Photographien des letzten (siebenten) Heftes des Atlas der Krystallregeneration gewinnt man nach Raubers Angaben am besten durch körperliche Modelle, die der Verfasser ausführlich pag. 14—16 beschreibt. Hier mögen die wesentlichen Ergebnisse der Untersuchung nach Raubers Mittheilungen kurz wiedergegeben werden.

„Man kann und muss sich Ecken und Kanten zu stande kommen denken durch passend abgestuftes Flächenwachstum, während das Dickenwachstum langsam nebenher läuft.

„Wo sich Hexaeder- und Dodekaeder ausgebildet haben, da greift allerdings sekundär ein Dickenwachstum dieser beiden ein, um die Ecken und Kanten zur Vollendung zu führen.

„Betrachtet man von dieser Grundlage aus die Umbildung der Kugel, so fügt sich die ganze Reihe der hier auftretenden Erscheinungen auf das deutlichste den angegebenen Ordnungen. Die schönen Stufenbildungen um die primitiven Oktaederflächen sind daun am häufigsten vertreten, wenn das Flächenwachstum der äussersten Schicht sich nach allen Seiten hin etwas verzögert, und wenn die folgenden Schichten oder Blätter das in geringerem Grade ebenfalls thun. Die dodekaedrischen Ausläufer der primitiven Oktaederflächen sind nichts anderes als Richtungslinien, Grenzscheiden des zu beiden Seiten sich ausdehnenden Flächenwachstums nach den Ecken hin.

„Von anderen Ergebnissen, die sich auf die in diesem Hefte mitgetheilten Versuche beziehen, seien noch folgende hier zusammengestellt: Pyramidenförmig ausgehöhlte Oktaederpyramiden, deren Innenwände den Aussenwänden parallel sind und an der hohlen Spitze spitz, d. i. punktförmig abschliessen, erzeugen bei der Regeneration nie Hexaeder-

flächen, nie auch Dodekaederflächen. Es bleibt vielmehr der punktförmige Abschluss der hohlen Spitze, der lineare Abschluss der hohlen Kanten bei der Umbildung bestehen. Auch wenn aussen eine Hexaederfläche oder Dodekaederfläche vorhanden ist, kommt es bei der Hohlpyramide nicht zur Ausbildung von solchen.

„Lässt man bei der pyramidenförmigen Aushöhlung einer Oktaederpyramide eine hexaedrische Abschlussfläche der Hohlpyramide bestehen, so erzeugt jene Hexaederfläche, o Wunder, eine kleine Gegenpyramide, ein Spiegelbild der äusseren Ecke, mit der Hexaederfläche als Basis. Die Spitze der Gegenpyramide sieht also in abwärts gekehrter Richtung zur Basis der Hohlpyramide hin, in den Raum der Hohlpyramide vertikal hinab. Doch ist diese Erscheinung aus früheren Ergebnissen (s. Heft V, Supplementkörper) sehr wohl zu erklären und kein Widerspruch gegen die sonstige Erfahrung.

„Bindet man eine Urchale mit ihrer konvexen Oberfläche auf eine grosse natürliche Oktaederfläche eines Alaunkrystalles auf und setzt das ganze in eine regenerative Flüssigkeit, so entsteht zwar auch eine Höhlung am Oktaeder, aber sie ist nicht einfach ein Abdruck der Konvexität der Urchale, sondern es bilden sich an der Höhlenwand konzentrische Ringe und Furchen und radiäre Leisten in grosser Zahl aus.

„Die Umbildung eines künstlichen Alaunkegels mit konkaver Mantelfläche schliesst sich an die Umbildung eines Kegels, dessen Mantelfläche von einer rotierenden Geraden erzeugt ist, unmittelbar an.

„Bei der Umbildung eines Cylinders mit konkaver Mantelfläche (d. i. also eines konkaven Doppelkegels) vollziehen sich dagegen eigentümliche Umgestaltungen von bereits angelegten Glanzflächen; letztere werden wieder ausgelöscht, um dem Ganzen ein einheitliches Gepräge zu geben. Von 14 primär angelegten Oktaederflächen werden beispielsweise 6 wieder zerstört, um die regulären 8 Oktaederflächen zur Herrschaft zu bringen.

„Die gefährliche Versuchung zu einer Unbeständigkeit seiner Prinzipien beantwortet der Krystall mit der Darlegung unwandelbarer Treue.“ —

II. Regeneration bei Pflanzen.

Zu den Mitteilungen von Hans Winkler betreffend Polarität, Regeneration und Heteromorphose bei Bryopsis, über die im vorigen Jahre berichtet wurde, hat F. Noll, der schon früher ähnliche Versuche an Bryopsis angestellt hatte, das Wort genommen. Dazu be-

merkt der Referent Küster: „Winkler fand, dass angeschnittene Pflänzchen an den belichteten Wundstellen Sprosssteile, an den anderen Wurzeln regenerierten. Wurden aus der Hauptachse des Pflänzchens möglichst lange Stücke herausgeschnitten und blieben beide Wundstellen der gleichen Lichtintensität ausgesetzt, so regenerierten beide Enden neue Stämmchen, das ursprünglich apikale Ende dabei stets den stärkeren. Da nur äussere Faktoren für die Ausbildung der Glieder massgebend zu sein scheinen, meint Winkler, dass von einer inhärenten erblichen Polarität bei Bryopsis nicht die Rede sein dürfe. Wir werden wohl Noll Recht geben müssen, der gerade in Winklers Beobachtungen an zweifach verwundeten Stücken und in seinen Mitteilungen über die im Sand vergrabenen aufwärts wachsenden Stammscheitel den Beweis für die Existenz der inhärenten Polarität findet“.

Diese Beobachtungen ändern aber nichts an der von Winkler festgestellten Thatsache, dass beide Enden herausgeschnittener Stämmchen bei gleicher Lichteinwirkung neue Stämmchen regenerierten, also eine „inhärente Polarität“ fehlte oder doch unwirksam wurde. (S. Bericht, 1900, pag. 557).

III. Regeneration und verwandte Erscheinungen bei Tieren.

a) Regeneration bei Protozoen.

Prowazek hat Vivisektions-, Regenerations- und Transplantationsversuche an Einzelligen angestellt. Ein Infusor, *Glaucoma scintillans*, welches in Heninfusionen massenweise gezüchtet wurde, lieferte durch mässigen Druck auf das Deckgläschen Teilstücke (Merozoiten), an denen die Beobachtungen gemacht wurden. Kernlose obere Teilstücke der Ciliatenleiber zogen die Wundränder zusammen und bildeten längs der Wundränder zahlreiche kleine Alveolarräume, die zuweilen zu einer grossen Vakuole zusammenflossen; diese pulsierte entweder gar nicht oder entleerte sich in einem unregelmässigen langen Turnus. Nach der Verwundung vollzogen sich im Plasma eigenartige Verschiebungen und Kontraktionen, als bestrebe sich das Teilstück, die von der Verwundung herrührenden Plasmafetzen zu entfernen. Solche Merozoiten vermochten noch pseudopodiale Spitzen und Zacken zu bilden, nahmen aber keine Nahrung auf und gingen wie bei den bekannten früheren Versuchen von Nussbaum, Gruber, Balbiani, Hofer und Verworn stets nach einiger Zeit zu Grunde.

Kernhaltige Teilstücke mit unversehrtem Kernteil legten zunächst dieselben Reparationsbewegungen an den Tag und suchten

häufig weit deformierte Protoplasmafetzen durch schnelle Rotation zur Ablösung zu bringen. Es bildete sich dann eine neue Vakuole aus 6—7 Bildungsvakuolen aus und entleerte sich nach aussen in 4—5 Minuten. Zuletzt entstanden an den Streifen gegen die Wundstelle zu äusserst zarte Plasmafädchen oder Stäbchen, die zuerst nur leicht und unregelmässig flimmerten, aus denen aber durch weiteres Wachstum normale Cilien entstanden. Die Regeneration war also vollständig.

Teilstücke mit nur einem Teil des Kernes regenerierten sich ebenfalls vollständig, indem sich das Kernstück zunächst etwas abrundete und das Protoplasma einen netzwabigen Bau gewann. Die Vakuole pulsierte anfangs unregelmässig und die Reparationskontraktionen zeigten sich hier wie an den früher beschriebenen Objekten. Auch diese Versuche bestätigten also die früheren Beobachtungen der oben genannten Forscher.

Was die Transplantationsversuche anbetrifft, so teilt Prowazek mit, dass es nach einer Angabe von B. Hatschek im zoologischen Institut der Prager Universität gelang eine zertrennte *Pelomyxa* zur Verschmelzung zu bringen; Prowazek brachte Teilstücke von *Myxamöben* an einzelnen Stellen zur Vereinigung. Bei Teilstücken verschiedener Individuen von *Glaucoma* aber gelang nur eine temporäre Verbindung und die Monstra starben schliesslich ab.

Es ergibt sich also, dass bei einigen niedrigst organischen Wesen eine vollkommene Plasmafusion erreicht werden kann (Jensen), während bei den höher organisierten Protisten nur eine teilweise Plasmavereinigung zu erzielen ist. Auch bei der vielkernigen Alge *Bryopsis* gelang es nach Implantation nicht, die Plasmen zur Verschmelzung zu bringen.

Da Prowazek auch der Versuch Seeigeleier zur Verschmelzung zu bringen nicht gelang, so sei hier daran erinnert, dass die Vereinigung von Einzeleiern zu Riesenbildungen von Sala und zur Strassen bei *Ascariseiern* beobachtet wurde und dass es Driesch gelang, durch Schütteln membranlos gewordene, nach der Methode von C. Herbst in alkalisch gemachtes kalkfreies Seewasser gebrachte Echinidenblastulae zur Vereinigung zu bringen. (Vgl. diesen Bericht, 1900, pag. 580 ff.).

Morgan hat bei Regenerationsversuchen an Einzelligen (*Stentor*) die Frage aufgeworfen, ob kleine Stücke einen neuen Organismus produzieren, der die typischen Proportionen des alten hat. Es ergab sich, dass ein unteres (hinteres) Teilstück ein neues Individuum mit verhältnismässig zu stark entwickeltem unteren Körper (Fussteil) bildete, während das obere (vordere) Stück den oberen Körperabschnitt (Kopfteil) verhältnismässig stärker herstellte. Andere

Versuche ergaben, dass das neugebildete Peristom um so grösser ausfiel, je grösser das vom Fussteil abgeschnittene Stück war. Einige Versuche zeigten, dass, wenn das Teilstück einen Teil des Peristoms enthielt, das neue Peristom trotzdem nicht vom alten regeneriert, sondern neu angelegt wurde. Hatte ein Teilstück einen Abschnitt des Peristoms, aber kein Stück des Kerns, so war das alte Peristomstück nicht fähig sich zu vervollständigen, was nicht verwundern kann, da selbst kernhaltige Stücke nicht den alten Peristomrest komplettieren, sondern ein neues Peristom bilden.

b) Regeneration von isolierten Blastomeren aus. Postgeneration.

T. H. Morgan hat auch die Proportional-Entwicklung von Teilembryonen studiert. Halb-Blastulae enthalten die halbe Anzahl der Zellen, welche die Ganz-Blastula besitzt. Viertel-Blastulae etwa $\frac{1}{4}$ und Achtel-Blastulae etwa $\frac{1}{8}$ der Zellenzahl der normalen Ganz-Blastula (Driesch, Morgan). Morgan wollte nun untersuchen, wie viele Zellen bei der Gastrulation von Teilembryonen im Vergleich zu Ganzembryonen eingestülpt werden. Er verschaffte sich Material von Seeigelteilembryonen (*Toxopneustes variegatus*) nach der Methode von Herbst. Die Ergebnisse waren:

Diejenigen Halb- und Vierteilembryonen von *Toxopneustes variegatus*, welche die Gastrula annähernd zur selben Zeit bilden wie die ganzen Embryonen, stülpen etwa die Hälfte oder ein Viertel der Zellenzahl ein wie die ganzen Embryonen.

Diejenigen Halb-, Viertel- und auch Achtelembryonen, welche die Gastrula später als die ganzen Embryonen bilden, stülpen eine verhältnismässig grössere Zahl von Zellen ein. Es erklärt sich das aus dem allmählichen Wachstum der Zellenzahl in den Teilblastulae, so dass die spät die Gastrula bildenden mehr Zellen einstülpen als die frühzeitig gastrulierenden.

Die Grösse des Urdarmes in den Teilembryonen, speziell in den Viertel- und Achtelembryonen, ist in der Regel verhältnismässig bedeutender als in den ganzen Embryonen.

Der Urdarm in den Halb- und Vierteilembryonen besitzt eine excentrische Lage, welche von der unsymmetrischen Organisation der isolierten Blastomeren herzurühren scheint.

Die Anzahl der eingestülpten Zellen bei den spät gebildeten Gastrulae und im allgemeinen bei den kleinsten Gastrulae ist im Vergleich mit der Zellenzahl der Aussenwand in den Teilembryonen grösser als in den Ganzembryonen.

Eine Entwicklung einzelner Blastomeren des Zweizellenstadiums von Petromyzoneiern zu Ganzembryonen wurde von E. Bataillon bei seinen interessanten Studien über den Einfluss des osmotischen Druckes auf sich entwickelnde Eier und über künstliche Parthenogenese beobachtet. Unter besonderen, nicht genau präzierten Bedingungen erleiden die Eier von Petromyzon eine eigentümliche freiwillige Blastotomie, welche gestattet, die Entwicklung von Zwillingslarven von der ersten Furche an bis zum Auskriechen zu verfolgen. Es wurde dann auch auf experimentellem Wege Blastotomie dadurch erzeugt, dass die Eier in eine Salz- oder Zuckerlösung gebracht wurden, welche einer 1% NaCl-Lösung isotonisch waren. Nach bestimmtem Aufenthalt in diesen Lösungen wurden die Eier in das normale Medium zurückversetzt und es wurden dann an ihnen gut charakterisierte Mehrfachbildungen und vollkommene Doppelbildungen beobachtet (vgl. dazu die Versuche von Loeb und Herbst). Auch Teleostier-Eier mit diskoidaler Furchung (*Leuciscus rutilus*) ergaben unter denselben Bedingungen monströse Doppelbildungen.

Auch das morphogene Verhalten einzelner Blastomeren des Tritoneies ist neuerdings wieder geprüft worden.

H. Spemann hat nach dem Vorgange von O. Hertwig, von Ebner, Endres und Herlitzka Tritoneier in verschiedenen Stadien der Entwicklung mittelst eines feinen Kinderhaares ein- und durchgeschnürt, um die prospektive Bedeutung und die prospektive Potenz der ersten Blastomeren zu prüfen. So erzielte er schon 1897 einige *Duplicitates anteriores*, über die er 1900 berichtete. Nachdem er dann diese Versuche fortgesetzt hat, sagt er über das Ergebnis derselben: „Im Augenblick lassen sich unsere Kenntnisse über die prospektive Bedeutung der beiden ersten Blastomeren des Tritoneies dahin zusammenfassen, dass die erste Furchungsebene in der Mehrzahl der Fälle einer queren Ebene entspricht, in einer immerhin ansehnlichen Minderzahl aber der Medianebene. Wenn also die beiden ersten Furchungszellen durch irgend ein Mittel von einander getrennt werden, so ist der Ausgangspunkt der nun einsetzenden Entwicklung nicht in allen Fällen der gleiche. Manchmal würde im normalen Verlauf der Entwicklung nur an den Nachkommen der einen Blastomere die primäre Urmundeinstülpung auftreten, manchmal aber würden die Nachkommen jeder der beiden ersten Blastomeren die Hälfte der primären Urmundeinstülpung liefern.“ (pag. 244).

Bei Versuchen über die prospektive Potenz der beiden ersten

Blastomeren beobachtete Spemann in drei Fällen nach mässiger Einschnürung ohne Bildung eines Extraovats eine völlige Trennung der Blastomeren und vermutet, dass hier „die Schnürung zufälligerweise gerade in dem Stadium der Durchfurchung vorgenommen worden war, wo die beiden ersten Blastomeren den geringsten Zusammenhang untereinander hatten; dass dann dieser Zusammenhang nicht etwa durch die Schnürung gewaltsam gelöst, sondern durch die fortschreitende Furchung selbst vollends aufgehoben wurde, und dass nun die Schnürung die Wiedervereinigung der getrennten Blastomeren verhinderte“ (pag. 249). In zwei von diesen drei Fällen entwickelte sich nun jede der beiden Furchungszellen zu einem ganzen Embryo, während im dritten Falle nur eine Blastomere einen normalen Embryo lieferte, die andere jedoch ein „ovoides Gebilde“ (Endres), welches zwar gastruliert war, aber Medullarplatte und Chorda nicht ausgebildet hatte. Spemann sucht die Ursache hierfür nicht in einer zufälligen Schädigung der entsprechenden Blastomere, sondern darin, dass in diesem Falle wahrscheinlich die erste Furchungsebene eine vordere und hintere Blastomere voneinander getrennt hat, während in den beiden zuerst erwähnten Fällen die Furchungsebene eine rechte und linke Blastomere schied. Die prospektive Potenz der beiden ersten Furchungszellen ist also nicht immer gleich (pag. 251 ff.). Eine Erklärung seiner Ergebnisse kann nach Spemann sowohl die Roux-Weismannsche Hypothese einer qualitativ ungleichen Kernteilung liefern, als auch die von Driesch und O. Hertwig aufgestellte Hypothese, nach welcher erst die späteren Organanlagen bei vielen Eiern nach Ort und Zeit durch den Bau des Eies ausgelöst werden.

Ebenfalls am Tritonei hat Herlitzka, der schon früher (s. Bericht 1805, pag. 351) aus isolierten Blastomeren des zweigeteilten Tritoneies ganze Embryonen von entsprechend geringerer Grösse zog, experimentell die Frage zu lösen versucht, wie sich künstlich hergestellte ungleiche Teile des Eies bei der Entwicklung verhalten. Er hat zu dem Zwecke nach früherer Methode ein Frauenhaar so um das Tritonei im Zweizellenstadium gelegt, dass es nicht in der ersten Furche, sondern neben und parallel derselben lag. So wurde das Ei in zwei ungleiche Teile geteilt, weil eine Blastomere noch ein Stück der anderen enthielt. Jeder Teil erzeugte einen ganzen Embryo, enthielt also einen Kern und Bildungsdotter; der grössere Teil aber hatte entsprechend mehr Nahrungsdotter. Das Ergebnis war, dass der grössere Eiteil auch den grösseren Embryo lieferte und dass dieser Embryo auch grösser war, als ein aus einer isolierten Blastomere

des Zweizellenstadiums gezogener Embryo. Der grössere Embryo enthielt verhältnismässig und absolut mehr Somiten, als der kleinere, der kleinere hatte aber einen verhältnismässig grösseren Kopf. Die Organe waren ungleich gross und die Zahl der Zellen in den Organen war verschieden.

Herlitzka schliesst allgemein daraus, dass die Grösse des Organismus und seiner Organe unabhängig ist von der Masse der Erbsubstanz oder des Kernes und dass dieselbe nur von der Quantität des Zellprotoplasmas und des Deutoplasmas abhängt; ebenso folgert Herlitzka aus diesem Befund eine Abhängigkeit der Leistungen des Kernes von den Dottersubstanzen (vgl. W. Roux, Ges.-Abt. II, pag. 1018).

Für diejenigen Forscher, welche glauben, dass die beiden ersten Blastomeren dem Ei selber gleichwertig sind, werden die Beobachtungen Winklers Interesse haben, nach welcher zwar kernfreie Eistücke, die bis zum Beginn der ersten Teilung dem Ei entnommen wurden, noch befruchtet werden konnten, dagegen kernlose Plasmastücke der ersten Blastomeren nicht. „Man kann also wohl annehmen“, sagt Winkler, dass zwischen dem Protoplasma des Eies vor der ersten Teilung und dem der ersten Furchungszellen tiefgreifende Verschiedenheiten existieren“ (pag. 761).

Die Postgeneration hat Kurt Ziegler an dem Objekte von W. Roux, dem Froschei, nachgeprüft. Es gelang ihm, wie allen Nachuntersuchern ausser O. Hertwig, durch Abtötung einer Blastomere des Zweizellenstadiums Halbbildungen zu erzielen. Dagegen glaubt er eine Bestätigung der Roux'schen Angaben über die Postgeneration nicht gefunden zu haben, sondern gelangte zu der Ansicht, dass

1. nachträgliche Cellulation um abnorme oder auf jugendlichen Stadien stehen gebliebene Kerne nicht vorkommt;
2. dass eine Überwanderung von Kernen nicht nachweisbar ist;
3. dass nicht Reorganisation abnormen Zellenmaterials, sondern nur Resorption desselben stattfindet;
4. dass die von ihm beobachteten postgenerativen Vorgänge nur unter dem Bilde der Regeneration, d. h. unter Proliferation von Zellen verlaufen, dass zur Cellulation verwendbare Reste von Eiteilen zum Aufbau mit verwandt wurden, dass nicht verwendbare Reste entweder demarkiert und ausgestossen oder umwachsen und verdaut werden.
5. dass die von Roux beschriebene Postgeneration mit vorausgehender Reorganisation nicht mit Notwendigkeit aus den von Roux gemachten Beobachtungen und Beschreibungen folgt, sondern dass die

in Frage kommenden Entwicklungsvorgänge als der Ausdruck einer Entwicklung, die durch die mechanische Schädigung gehemmt wurde und atypischen Verlauf zeigt, gedeutet werden können.

c) Regeneration von Körperteilen bei wirbellosen Metazoen.

Alle Hauptstämme der wirbellosen Metazoen, die Cölenteraten, die Würmer, die Echinodermen, die Mollusken und die Arthropoden haben im Berichtsjahre Versuchsobjekte für Regenerations- und Transplantationsversuche geliefert.

Unter den Cölenteraten bleiben *Hydra* und *Tubularia* wahre Fundgruben für regeneratorische Leistungen.

Helen Dean King hat weitere Versuche über Regeneration und Pfropfung (Transplantation) an *Hydra viridis* mitgeteilt. Die vielfach variierten Experimente ergaben eine sehr bunte Liste von Ergebnissen. Einige derselben mögen hier mitgeteilt werden:

Die vom Körper einer *Hydra viridis* neugebildeten Polypen bekommen gewöhnlich weniger Tentakeln wieder als entfernt wurden, und je grösser die ursprüngliche Tentakelzahl war, desto grösser ist die Zahl der regenerierten Tentakeln. Rand erhielt dasselbe Resultat bei einer ähnlichen Versuchsfolge.

Doppelköpfige *Hydrae* können durch Längsspaltung des Mundendes eines Polypen hervorgebracht werden. Die Gesamtzahl der Tentakel auf den neuen Köpfen ist stets grösser als die ursprüngliche Zahl der Tentakel. Die durchschnittliche Tentakelvermehrung bei dieser Verdoppelung des Kopfes beträgt 5,1 Tentakel pro *Hydra*.

Die zwei durch Längsspaltung des Mundendes einer *Hydra* erzeugten Polypen trennen sich nach einiger Zeit vollständig und jeder wird zu einem normalen Einzeltier. Vereinigt man zwei Individuen mit ihren aboralen Oberflächen nach Entfernung der Fussenden und schneidet man nachträglich den einen Komponenten dicht über der Vereinigungsstelle ab, so bildet sich gewöhnlich ein Kopf an der freien oralen Oberfläche, wenn auch ausnahmsweise sich ein Fuss entwickelt und somit ein normaler Polyp entsteht.

Werden zwei Polypen mit ihren aboralen Seiten nach Entfernung der Fussenden zusammengeheilt und nachträglich beide Komponenten dicht am Vereinigungsniveau so abgeschnitten, dass beide so gut wie dieselbe Grösse erhalten, so bildet sich ein Kopf an der einen oralen Oberfläche und ein Fuss an der anderen, sodass ein normales Individuum entsteht. Werden die Querschnitte in einiger Entfernung von der Vereinigungsstelle angelegt, so entsteht an jeder der freien Oberflächen ein

Kopf, die beiden Komponenten trennen sich und jeder wird zu einer typischen Hydra.

Aus den Teilen von fünf miteinander vereinigten Hydrae lässt sich nur ein Individuum bilden. Es kann aber auch nicht jeder Komponente einer solchen Vereinigung seine Individualität bewahren und zu einem vollständigen Individuum werden. Eventuell werden so viele Einzeltiere von der Vereinigung gebildet, als sie Köpfe hervorbringt.

Morgan fasst die Ergebnisse seiner Regenerationsversuche an Tubularia wie folgt zusammen:

Wenn aufeinander folgende, kurze Stücke desselben Stammes von Tubularia aus der Gegend hinter dem Hydrant geschnitten werden, so zeigen sie die Tendenz, ähnliche Strukturen hervorzubringen. Das verschiedene Verhalten verschiedener Stämme beruht wahrscheinlich in Altersverschiedenheiten. Mit zunehmendem Alter eines Stammes wird sein Cönosark dicker.

Distal gelegene Stammstücke, vier- bis fünfmal länger als der durchschnittlich den Hydrant bildende Bezirk, bringen es oft nur zu unvollständigen Neubildungen. Eine Erklärung dafür könnte teilweise in der dünneren Beschaffenheit des Cönosarks nach dem distalen (neueren) Ende hin liegen. Quantitativ entspricht ein längeres, distal gelegenes Stück einem kürzeren aus einem proximalen Bezirk.

Findet Neubildung an beiden Schnittflächen statt, so erscheint stets dieselbe Struktur an beiden Enden. Man könnte dafür eine Erklärung in dem Einfluss gleicher Bedingungen für beide freien Enden und auch in einer gegenseitigen Beeinflussung des Materials an beiden Enden erblicken.

Schneidet man einen Zweig kurz am Hauptstamme ab, so entwickelt sich aus dem kurzen, angewachsenen Fussende des Zweiges ein ganzer Hydrant, keine unvollständige Neubildung, auch wenn das Stück viel kleiner ist als der gewöhnlich den Hydrant bildende Bezirk. Die basale Verbindung des kurzen Stückes mit dem Hauptstamm scheint den Bildungsbezirk in der Weise zu beeinflussen, dass das proximale Ende des Hydrants gebildet wird und weiterhin keine unvollständige distale Neubildung mehr entsteht, wie sonst wenn es sich um ein abgelöstes Stück handelt. Die basalen Tentakeln erscheinen am Grunde des Zweigstückes und nicht im Bereich des Hauptstammes.

Kurze, an einer Seite geschlossene Stücke erzeugen einfache (d. h. nur an einer Stelle) Neubildungen, die häufig unvollständig sind. Dieser Ausgang zeigt, dass das distale Ende der Neubildung von äusseren Einflüssen regiert wird.

Wenn sowohl der Hauptstamm als ein Zweig nahe am Ursprung des letzteren abgeschnitten wurden, so kann jeder Stumpf einen ganzen Hydrant oder auch nur einen Rüssel hervorbringen. Ist das letztere der Fall, so können die proximalen Tentakeln am Hauptstamm zwischen den beiden Hydranten oder sogar nahe am Zweigursprung zuerst auftreten.

Der Schluss einer Schnittfläche eines Stückes mittelst einer doppelten (aus Ekto- und Entoderm gebildeten) Zellplatte kommt nicht durch Zusammenbiegen der Schnittländer zu stande, auch nicht durch die Wirkung zusammenziehender Muskeln oder Fibrillen, sondern durch eine eigentümliche Art von Kontraktionsbewegung, welche sich durch bestimmt vorgezeichnete Bewegung des ganzen Materials und nicht der Zellindividuen charakterisiert, und durch die Bildung eines glatten Wundrandes, welcher beim definitiven Wundschluss centralwärts zusammenrückt. Während des Schlusses trennen sich viele Zellen von der Peripherie ab, indem sie auf die Oberfläche der Verschlussmembran gelangen.

Sodann hat H. Driesch eine neue Studie über das Regulationsvermögen der Organismen mitgeteilt, die ebenfalls an einer *Tubularia* (*Tubularia mesembryanthemum*) in Neapel angestellt wurde. Untersuchungen über die Zahl der reparierten Tentakeln ergaben, dass Originalhydranten viel mehr Tentakeln besitzen als Reparativhydranten. Das hat seinen Grund darin, dass der Bildung letzterer nicht eine normale Ernährung von genügend langer Dauer vorherging: das genügende Quantum „roten Stoffes“, dessen Ansammlung im Innern des Cönosarks immer das erste Zeichen eintretender Reparation und der das eigentliche Mittel zur Hydrantenbildung ist, war bei Eintritt der Reparation nicht vorhanden und konnte auch nicht mehr beschafft werden.

Versuche über die Entwicklung kleiner perisarklosen Stücke ergaben, dass Stückchen des Cönosarks von etwa 1 mm im Durchmesser noch die Fähigkeit zur Weiterentwicklung besaßen; mit dieser Länge ist aber das zur vollständigen Entwicklung nötige Substanzminimum jedenfalls noch nicht unterschritten, was für von Perisark umkleidete Stücke schon früher bewiesen war.

Versuche über die von längs gespaltenen Stammstücken gebildete Tentakelzahl hatten das Ergebnis, dass die Summe der Tentakeln der Spaltpolyphen stets grösser ist als die Anzahl der Tentakeln der Einheitsbildung. Diese zuerst auffallend erscheinende Thatsache wird durch folgende Erwägung verständlich: durch den spaltenden Schnitt wird ein Hohlzylinder mit messbarer

Wanddicke, das Cönosark, zunächst in zwei offene Halbcylinder zerlegt. Würden sich diese Halbcylinder nun derart zu Ganzcylindern schliessen, dass ihre Mantelflächen sich zu je einem Ganzmantel zusammenschlössen, so würde die Summe der Mäntel beider Partialcylinder gleich der Oberfläche des ursprünglichen Cylinders sein. Da aber die Mäntel der offenen Halbcylinder, d. h. die Cönosarkoberflächen, mit dem Perisark verwachsen, also nicht beweglich sind, da vielmehr der Schluss der Halbcylinder zu Ganzcylindern durch Überwucherung von den Wundrändern her — sei es nur durch Zellwanderung oder auch durch Zellteilung — statthat, also unter Oberflächenvergrösserung an jedem der Partialobjekte stattfindet, so kann der stattfindende Formänderungsprozess geometrisch annäherungsweise so betrachtet werden, als wenn das zerspaltene Cönosark eine kompakte Cylindermasse dargestellt hätte, deren jede Längshälfte sich zu einem neuen kleineren Ganzcylinder umordnet.

Ist das der Fall, so ergibt sich, wie bewiesen, dass die Summe der Mäntel der Partialcylinder grösser als der ursprüngliche Cylindermantel sein muss.

Nun entstehen die Anlagen der Tentakeln bei der Reparation als Gebilde, die rings um eine Fläche, eben den Mantel des cylindrischen Cönosarks herum, verteilt sind. Es ist daher eine naheliegende Annahme, dass sie in der Art ihrer Verteilung sowie hinsichtlich ihrer absoluten Zahl cet. par. durch die absolute Grösse dieser Fläche bestimmt sein möchten.

Ist das aber zugegeben, so folgt aus den vorstehenden geometrischen Betrachtungen ohne weiteres, dass an den beiden Mantelflächen zweier Partialcylinder, die aus einem ursprünglichen Cönosarkcylinder der *Tubularia* entstanden sind, zusammen mehr Tentakeln cet. par. entstehen können, als an letzteren.

Allgemein lehren die Versuche an *Tubularia*, dass ihr Stamm nicht nur in der Längsrichtung, bezüglich seiner Querschnittsdifferentiale sondern auch dem Umfange nach, bezüglich seiner ein Cylindervolum ausmachenden Längsschnittsdifferentiale, ein harmonisch-äquipotentielles System ist.

Auch über die Wundheilung hat Driesch bei *Tubularia* Versuche angestellt. Er drückte Stämme mit der Pinzette derartig, dass innerhalb des Perisarks ein unregelmässiger von Cönosark freier Raum entstand und beobachtete unter dem Mikroskop den Schluss der Wunde. Nach etwa $7\frac{1}{2}$ Stunden waren die Cönosarkenden wieder vereinigt und nur zwei Septen zeigten noch Unterbrechungen, die nach 2—3 Tagen verheilten. Bei diesem Wundschluss des Cönosarks spielt wohl anfäng-

lich die Elastizität der zurückgequetschten Gewebe eine erhebliche Rolle; darauf wohl etwas anderes, „zu dessen Verständnis mit dem Worte Cytotaxis nicht viel gewonnen sein dürfte“. Bei der weit langsameren Vervollständigung der Septen dürften regenerative Regulationen mitspielen.

Im Anschluss an diese Mitteilungen erwähne ich die Studien, die N. M. Stevens über die histologischen Vorgänge bei den Regenerationserscheinungen an *Tubularia mesembryanthemum* angestellt hat und die ein eigentümliches Licht auf die Bedeutung des von H. Driesch beobachteten „roten Stoffes“ werfen. Diese Studien ergaben folgendes:

Bei der Regeneration von *Tubularia mesembryanthemum* sind Zellteilungen sowohl im Ektoderm wie im Endoderm ein wichtiger Faktor bei der Hervorbringung des Gewebszuwachses, der zur Bildung eines neuen Hydranten erforderlich ist.

Man begegnet der Zellteilung dabei in den grossen Endoderm- und Ektodermzellen, nicht in den interstitiellen Zellen oder irgend welchen spezialisierten Keinzellen.

Der ursprüngliche Stielbezirk, verdickt durch Wachstumsvorgänge mit Zellvermehrung, wird zur Hydrant-Gestalt umgebildet, indem die Zellteilungen während des Umbildungsprozesses andauern.

Die bei der Cirkulation in den in Regeneration begriffenen Stücken beobachteten roten Körnchen stammen von dem Zerfall der endodermalen Bestandteile her und werden von dem jungen Hydranten bald nach dessen Auftauchen aus der Röhre ausgeworfen. Sie sind viel mehr überflüssiges unorganisiertes Material als Bildungssubstanz.

Es mögen dann die Versuche an Würmern besprochen werden.

Die ausgiebigen Regenerationserscheinungen und die Heteromorphose der Plattwürmer, die in neuester Zeit durch van Duyne, Randolph, W. Voigt, Lemon, T. H. Morgan, Bardeen und Flexner bekannt geworden sind, erregen fortgesetzt Aufmerksamkeit. T. H. Morgan berichtet über neue Versuche an *Planaria lugubris*, die hauptsächlich die Einwirkung des Fütterns und des Hungerns auf regenerierende Würmer feststellen sollten, aber auch sonst bemerkenswerte Ergebnisse hatten. Ich teile einige derselben mit:

Die Bildung eines heteromorphen Kopfes bei *Planaria lugubris* am hinteren Ende eines Vorderstückes ist nicht vom Durchgang des Schnittes durch das Gehirn verursacht, auch nicht durch die Abwesenheit eines Teils des Verdauungstractus in dem Stück.

Es ist möglich, von einem Stück einen geschlechtsreifen Wurm zu erhalten, welches gerade hinter den Augen und somit vor dem gesamten

Fortpflanzungssystem abgeschnitten wurde. Querabschnitte von *Planaria lugubris* vom vorderen Körperteile bilden lediglich an der vorderen Seite einen (kurzen) Kopf, aber ein langes Hinterteil. Eben solche aus der Wurmmitte regenerieren vorn und hinten etwa gleich viel. Querabschnitte vom Hinterteile regenerieren ein langes Vorderende und nur sehr wenig nach hinten zu. Bei *P. lugubris* finden die Regenerationsvorgänge lediglich in der Neubildung statt, während bei *P. maculata* das alte Gewebe eine wesentlichere Rolle spielt.

Wenn man die Würmer während der Regeneration füttert, so wird die Masse des alten Gewebes dabei nur sehr wenig angegriffen und das neue Gewebe nimmt rascher zu. Lässt man sie hungern, so verliert das alte Gewebe mehr Masse, die Neubildung wächst langsamer und man erhält einen kleineren Wurm.

Die Bildung eines oder zweier Köpfe im vorderen Winkel eines grösstenteils (mit Ausnahme des vorderen Endes) längsgespaltenen Stückes und die Bildung eines halben Kopfes seitens jeder Hälfte, wenn der Schnitt sich in und fast durch den alten Kopf erstreckt, findet eine einfache Erklärung als veranlasst durch die Entstehung von Neubildung am vorderen Ende des Neumaterials an der Seite. Die neuen Köpfe scheinen keine heteromorphen Bildungen zu sein. Spaltet man das vordere Ende und veranlasst so die Bildung von zwei Köpfen, so sind diese viel kleiner als der ursprüngliche Kopf, besonders wenn die Teilung zwischen ihnen sich nicht weit nach hinten erstreckt. Wird der Schnitt nach hinten verlängert, so wachsen die beiden Häupter zu bedeutenderer Grösse, ja selbst zur normalen. Die Erklärung dieses Unterschiedes hängt ab erstens von der Breite des Stückes, zweitens von der Entfernung des regenerierenden Kopfes von dem gemeinsamen Körper. Spaltet man das Vorderende längsweise in einen breiten und einen schmalen Streifen, so entspricht die Grösse der neuen Köpfe den vorhin angegebenen Umständen.

Die bei der Planariageneration auftretende Gestaltsveränderung, „Morphallaxis“ (Morgan)¹⁾ wurde auch von einem anderen Experimentator, Bardeen, beobachtet. Bardeens Versuchsergebnissen entnehme ich folgende Sätze:

Regeneration findet statt durch die Umwandlung von erwachsenem Gewebe in embryonales und die Differenzierung des letzteren in Teile

1) T. H. Morgan nannte die Gestaltsveränderung verschieden gestalteter Stücke bei der Regeneration von *Planaria* zuerst „Morpholaxis“. Vgl. diesen Bericht, 1900, pag. 565. In der oben erwähnten neueren Arbeit schreibt er richtiger „Morphallaxis“ (von *μορφή* und *ἀλλάττω*). Vgl. Archiv f. Entwickl.-Mech. XIII., pag. 181, Anmerk.

und Organe, welche einem kleineren oder grösseren Stück eines Wurmes diejenigen Teile wiedergeben, die geeignet sind, es zu einem vollständigen Individuum zu machen.

Embryonales Gewebe bildet sich in den hier studierten Arten nur an zwei Stellen: 1. an oder nahe der Schnittfläche, 2. in der Gegend des Stückes gerade hinter dem Punkt des geringsten Darmdruckes. Unter embryonalem Gewebe ist ein Gewebe verstanden, welches sich aus kleinen ovoiden, dicht zusammengedrängten Zellen mit grossen Kernen zusammensetzt.

Die Differenzierung dieses embryonalen Gewebes hängt von seinen Beziehungen zum Darmapparat des Tieres ab. Wenn es vor dem Hauptaxialdarm liegt, wird es symmetrisch umgewandelt in eine Kopfregion. Wenn Teile des alten Kopfes in dieser Lage bleiben, dient das neue Material dazu, die fehlenden Teile des Kopfes zu ersetzen.

Wenn das embryonale Gewebe seitlich vom Axialdarm oder einer Linie liegt, die sich direkt nach hinten von ihm erstreckt, so wird es umgewandelt in eine neue seitliche Region des Körpers, sodass der Wurm bilateral symmetrisch wird in Bezug auf den Axialdarm.

Wenn das embryonale Gewebe an dem hinteren Ende des Axialdarmes liegt, hinter dem Punkt des geringsten Darmdruckes, wird es umgewandelt in einen neuen Pharynx und eine Pharyngealtasche.

Wenn das embryonale Gewebe hinter der Pharyngealregion liegt, wird es umgewandelt in einen neuen Schwanz. Diese Schwanzregion wird versehen mit Darmästen, die sich vom Axialdarm um die Pharyngealtasche in ihm erstrecken und sie wird symmetrisch angeordnet in Beziehung zu diesen hinteren Hauptdarmästen.

So weit es sich mit der Regeneration eines ganzen Wurmes aus einem Teil eines Wurmes verträgt, nimmt das Stück, von welchem der neue Wurm hauptsächlich ergänzt wurde, dieselbe Lage in dem neuen Wurm ein, wie im alten und bleibt in seiner inneren Struktur wesentlich unverändert.

Ungleich dem Pharynx können weder Gebiete des Kopfes, noch des Schwanzes gebildet werden, bis embryonales Gewebe erzeugt wird durch Herstellung einer Schnitt- oder Rissfläche.

Eine Ergänzung finden diese Versuche in den Studien von Stevens, der die histologischen Vorgänge bei der Regeneration an *Planaria lugubris* studierte. Die Ergebnisse waren folgende:

Das Ektoderm in den regenerierten Bezirken wird bei *Planaria lugubris* primär von den alten Ektodermzellen am Rande der Schnitt-

fläche gebildet. Spätere Wachstumsvorgänge im neuen Ektoderm beruhen wahrscheinlich auf Einwanderung.

Das neue embryonale (undifferenzierte) Material, welches an einer Schnittfläche erscheint, stammt von der Vermehrung der sogenannten embryonalen Binnen- oder Parenchymzellen an der Schnittfläche und auch von Einwanderung ähnlicher Zellen aus dem alten Gewebsteil, innerhalb dessen in den entsprechenden Zellen Karyokinesen sehr reichlich vorkommen.

Die Muskel-, Drüsen- und Nervenzellen differenzieren sich aus den Parenchymzellen.

Der neue Pharynx erscheint stets in dem neuen Gewebe am Rande des alten Teiles. Er differenziert sich in seiner Gesamtheit aus den neuen Parenchymzellen. Ein neuer Pharynx wird nicht gebildet, wenn der alte in dem betreffenden Stück unverletzt blieb. Wurde ein Teil des Pharynx abgeschnitten, so wird er durch Regeneration am Schnittende wieder ergänzt.

Nachträgliches Wachstum des Verdauungstractus in dem neuen Teile scheint durch Differenzierung von Parenchymzellen und deren Anfügung an die Zweige des Verdauungstractus, welche im alten Teile ihren Ursprung haben, zu geschehen.

Exkretionsröhren aus dem alten Teil dringen in den neuen Teil ein und verzweigen sich daselbst. Das Wachstum beruht wahrscheinlich auf Zellanfügung wie beim Verdauungstractus.

Die Regeneration des Nervensystems kommt immer nur in direktem Zusammenhang mit den Nervensträngen des alten Teils zu stande. Nervenfasern durchdringen den neuen Teil und Nervenzellen differenzieren sich aus den Parenchymzellen.

Die Augen scheinen eine gradweise verschiedene Differenzierung der Parenchymzellen zu sein. Zuerst kann man die am meisten ventralwärts gelegenen bemerken, dann schliessen sich ihnen andere dorsalwärts an.

Die aurikulären Sinnesorgane, möglicherweise Tast- oder Geruchsorgane, differenzieren sich aus dem Ektoderm, und zwar erheblich später als die anderen Organe.

Die Fortpflanzungsorgane kommen bei der Regeneration zuletzt. Schwanzstücke zeigen fünf Wochen nach dem Schnitt noch keine Spur von diesen Organen.

Die Morphallaxis bei dieser Species scheint mehr in einer schrittweisen lateralen Kontraktion und einer Verlängerung in der Längsachse des ganzen Körpers zu bestehen, als von irgend ausgedehnten Material-

verschiebungen herzurühren. Zur Erklärung der Grössenabnahme des alten Teiles bei hungernden Exemplaren genügt reichlich das Verschwinden der Futterkörnchen im Entoderm und der Dotterzellen aus den Dotterdrüsen.

Bei einem Strudelwurm (*Leptoplana atomata*) sah Eugen Schultz nach Durchschneidung der Tiere hinter dem Pharynx Regeneration der hinteren Körperhälfte. Nervencysten und Kopulationsorgane regenerieren aus dem Ektoderm, die Genitaldrüsen aus dem Mesenchym. Nach Durchschneidung der Tiere vor dem Pharynx fand eine Regeneration der vorderen Körperhälfte nicht statt.

Die Regeneration des abgeschnittenen hinteren Körperteils der Enchyträiden beschreibt Josef Nusbaum folgendermassen:

1. In vielen Fällen wurde die Wunde zunächst provisorisch durch lymphatische Wanderzellen, die später durch Körnchendegeneration untergingen, geschlossen.

2. Nach der Operation zeigten sich degenerative Prozesse im Untergang durchschnittener Muskelfasern und Nephridien, sowie eine Anzahl von Peritonealzellen und Lymphzellen in der Umgebung der Wunde.

3. Das neue definitive Ektoderm der Regenerationsknospe entsteht aus dem alten Ektoderm.

4. Der durchschnittene Darm bleibt verhältnismässig lange Zeit offen, seine hintere Öffnung wird gewöhnlich anfangs durch eine Anhäufung von visceralen Peritonealzellen, etwa wie durch einen Pfropf, geschlossen; etwas später gehen diese den Darm hinten umschliessenden Zellen zu Grunde, worauf der Darm mit dem Ektoderm durch eine neu gebildete solide Zellanhäufung sich in Verbindung setzt, welche aus dem Ektoderm der Hinterwand der Regenerationsknospe entsteht. Diese Zellenanhäufung wird hohl und es bildet sich eine nach aussen führende Darmöffnung; bald aber entsteht hier eine sekundäre, starke Einstülpung des Ektoderms als Anlage für den definitiven Anus und den definitiven Hinterdarm. Die Afteröffnung liegt anfangs dorsal in der Nähe des hinteren Körperendes und nur allmählich bekommt sie ihre gewöhnliche, terminale Lage.

5. Das neue Bauchmark regeneriert sich aus einer lokalen Verdickung an der ventralen Seite des neugebildeten Ektoderms, welche unpaarig ist, aber in welcher zu beiden Seiten, also paarig, eine stärkere Zellenvermehrung als in der Mitte stattfindet. Aus dem alten, durchschnittenen Bauchmark, welches mit dem neugebildeten innig verschmilzt, wachsen in das letztere die dicken Nervenfasern, sowie eine Anzahl von dünnen Nervenfasern hinein, wobei jedoch im alten Bauch-

marke keine Zellenvermehrung stattfindet; dagegen geht im neugebildeten, vom Ektoderm stammenden Bauchmarkabschnitte eine energische Zellteilung vor sich, worauf eben das Wachstum desselben beruht.

6. Die longitudinale Muskulatur des Hautmuskelschlauches entsteht:

a) aus grossen myogenen Zellen, welche zu beiden Seiten der Bauchmarkanlage im innigen Zusammenhange mit der letzteren aus dem Ektoderm hervorgehen, sodass man hier etwa von einer gemeinsamen Neuromuskelanlage im Sinne Kleinenbergs (*Lopadorhynchus*) sprechen kann; aus dieser Anlage entstehen die ventralen und ventrolateralen und longitudinalen Muskelfasern der Leibeswand;

b) aus Zellengruppen, welche dorsal und zwar in einer metameren Anordnung aus dem Ektoderm heraustreten und die dorsalen longitudinalen Muskelfasern der Leibeswand liefern.

7. Die muskulösen Anlagen der Scheidewände (Septa) entstehen zuerst am hinteren Ende der Regenerationsknospe in metamerer Anordnung und zwar aus dem äusseren Keimblatte, wobei die zuerst entstandenen, älteren, sich zuerst differenzieren und in der Masse, als hinter denselben neue zur Ausbildung gelangen, nach vorne rücken. Die Muskelanlagen der Septa werden an ihrer dorsalen Seite von den oben erwähnten Zellengruppen ergänzt, welche in metamerer Anordnung aus dem Ektoderm einwandern.

8. Jede einzelne longitudinale, bandförmige Muskelfaser (*colonne musculaire*) wird von einer ganzen Reihe birnförmiger, myogener Zellen gebildet.

9. Die cirkulären Muskelfasern (*colonnes musculaires*) des Hautmuskelschlauches entstehen (etwas später als die longitudinalen) aus den centralen Abschnitten aus sehr hoch auswachsenden, cylindrischen Ektodermzellen der Regenerationsknospe, indem im Plasma dieser Zellen zahlreiche Fibrillen sich differenzieren. Bündel von solchen Fibrillen bilden höhere Muskeleinheiten, d. h. die cirkulären Muskelfasern. Zum Teile werden sie auch, besonders in späteren Regenerationsperioden, aus speziellen Ektodermzellen gebildet, die gegen die Leibeshöhle wandern.

10. Jede einzelne, cirkuläre Muskelfaser ist ein Produkt einer ganzen Reihe von fibrillenbildenden Ektodermzellen, wobei auch die langen Fibrillen dieser Fasern Differenzierungsprodukte des Plasmas mehrerer nebeneinander (in querer Richtung) stehenden Zellen sein können.

11. Die Peritonealzellschicht, sowohl die viscerale, wie auch die parietale, regeneriert sich grösstenteils aus dem alten Peritoneum, zum Teil aber auch aus Ektodermzellen, welche samt den myogenen Zellen in die Leibeshöhle einwandern.

12. Die longitudinale (äussere) Muskulatur des Darmes entsteht sehr wahrscheinlich, wie die longitudinale Muskulatur der Leibeswand, aus den oben erwähnten in die Leibeshöhle eingewanderten, myogenen Zellen.

13. Die cirkuläre (innere) Muskulatur des Darmes entsteht aus Epithelzellen des neugebildeten (ektodermalen) Hinterdarmes auf dieselbe Weise, wie die cirkuläre Muskulatur der Leibeswand aus den Epidermiszellen.

14. Alle diejenigen Gebilde, welche wir als mesodermal betrachten, und zwar die gesamte Muskulatur und das Peritoneum der Regenerationsknospe, stammen also gänzlich (Muskulatur) oder wenigstens teilweise (Peritoneum) vom neugebildeten Ektoderm der Regenerationsknospe.

15. Die Nephridien entstehen aus dem Peritoneum der Scheidewände, wobei die Anteseptalia (Trichter) und die Postseptalia aus getrennten Anlagen und zwar aus je einer grossen Mutterzelle sich entwickeln.

16. Die Borstenfollikel, sowie die Muskeln derselben entwickeln sich aus dem Ektoderm der Regenerationsknospe.

17. Die Regenerationsprozesse verlaufen zum Teil in einer ähnlichen Weise, wie die betreffenden ontogenetischen Prozesse, zum Teil ist jedoch ihre Entwicklung eine vereinfachte, abgekürzte, indem sie dann an phylogenetisch ältere und einfachere histogenetische Prozesse erinnern (Neuromuskelanlage, ektodermale Entstehungsweise der Muskulatur, besonders der zirkulären).

Über die Regenerationserscheinungen nach Transplantationen bei Lumbriciden berichtet Rabes, dass zunächst das Bestreben des Wurmes hervortritt, die Wunde nach aussen abzuschliessen und möglichst bald epithelial zu überhäuten. Nach primärer Vereinigung der Teilstücke werden in dem Wundgewebe durch Zellen, die teils aus der Hypodermis, teils aus der Muskulatur einwandern, Neubildungszonen der Rings- und Längsmuskulatur angelegt. Erst durch die dort gebildeten Muskelfibrillen erfolgt die endgültige Vereinigung der Teilstücke. Darauf verwachsen die Schnittländer der Darmenden und der Gefässe miteinander. Sodann wird, von wenigen komplizierten Transplantationen abgesehen, die physiologische Einheit durch Verwachsung der Enden des Bauchmarkes wiederhergestellt. Bei diesen Vorgängen spielen nach Rabes Richtungsreize eine wichtige Rolle. Eine Heteromorphose wurde in einem Falle beob-

achtet, indem bei einer Einpflanzung an Stelle eines Kopfes ein typisches Schwanzende ausgebildet war.

Nicht existenzfähige Teilstücke verwachsen in normaler Weise mit grösseren, existenzfähigen Stücken und mit vollständigen Tieren. Dadurch erhalten sie die Fähigkeit fortzubestehen, zu wachsen und Regenerate zu bilden. Es dient also das grössere Stück dem kleinen als Nährboden; beide aber behalten dabei ihre individuelle Eigenart, wie die transplantierten pflanzlichen Objekte in den bekannten Versuchen von Vöchting.

Was das Verhalten der bei der Transplantation sich abspielenden Vorgänge zu den regenerativen Prozessen betrifft, so zeigt die Art und Weise der Verwachsung zwar mit den Vorgängen bei der Regeneration im allgemeinen viel Ähnliches, aber dasjenige Verhalten, wonach ein indifferenter Zellhaufe Grundlage der Neubildungen insofern ist, als aus ihm heraus sich die einzelnen Gewebe differenzieren, tritt bei der Transplantation weit weniger als bei der Regeneration und der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Teilung hervor. An der Verwachsung sind vielmehr die alten Gewebstümpfe in oftmals recht ausgiebigem Masse beteiligt.

Der Grund dafür ist wohl darin zu suchen, dass es sich hier um Wiederherstellung von Gewebspartien handelt, die im Vergleiche zu den bei der Regeneration erforderlichen von ganz minimalem Umfange sind. Bei allen Geweben ist diese Mitbeteiligung leicht nachweisbar: Die alte Hypodermis überdeckt die Wundspalte; aus der alten Muskulatur kommen jene grosskernigen Zellen, die eine Neubildungszone von Muskelfibrillen im Narbengewebe darstellen; die alten Nervenfasern wachsen aus und stellen in den weitaus meisten Fällen die nervöse Einheit her; alte Ganglienzellen teilen sich und liefern das Material für die Verbindungsstellen, und ebenso vermehren sich die Epithelzellen der Darmenden durch mitotische Teilung und produzieren die für die Verbindung der getrennten Enden nötigen Zellen.

Wenden wir uns zu den Echinodermen, so fand Dawydoff, dass wie bei der Mehrzahl aller Ophiuren überhaupt, so auch bei *Amphiura* die Arme allein regenerieren. Eine Scheibe, deren 5 Arme an ihrer Basis amputiert wurden, geht in den meisten Fällen zu Grunde; bleibt dagegen nur ein einziger nicht amputierter Arm an der Scheibe, der ihr Bewegungen auszuführen gestattet, so ist die Regeneration der übrigen Arme sichergestellt. Diese Regeneration erfolgt nach dem Prinzip der normalen Entwicklung: alle Organe in dem sich neubildenden Arme gehen aus den entsprechenden Organen des alten Armes hervor,

z. B. Ambulakralkanal, Cölom, oder sind Produkte des entsprechenden Keimblattes. So differenziert sich der Nerv aus dem Epithel (Ektoderm) und die Muskeln differenzieren sich aus dem Cöllothel, welches sich bei den Ophiuren nach Russo aus dem Mesoderm entwickelt.

Bei einer bekannten farbenprächtigen Crinoide, (*Antedon rosacea*) hat H. Przibram erfolgreiche Versuche über Regeneration und Transplantation angestellt. Er berichtet darüber folgendermassen:

„*Antedon rosacea* besteht aus einer, die Hauptmasse des Centralnervensystems umschliessenden Kapsel, die den Boden eines fünfteiligen Kelches bildet und basal einen Kranz kurzer ungegabelter gegliederter Tentakelchen trägt, die dem Tiere zum Festsetzen dienen; auf dem Kelche ist die den Magendarm repräsentierende „Scheibe“ mit der excentrischen Afterpapille locker angewachsen und entsendet in die zehn paarweise jeder Kelchplatte aufsitzenden, doppelt gefiederten Arme je einen feinen Kanal, den an der Aussenseite je ein Ausläufer des Nervensystems begleitet. Über die Regeneration einzelner, abgebrochener Arme oder Fiederchen (*pinnulae*) bei Crinoideen berichtet Perrier (*Sur l'Anatomie et la Régén. des bras de la Comatula*) (*Arch. Zool. exp. T. II, 1873, pag. 29*), über die Wiedererzeugung der abgerissenen Scheibe Dendy (*On the Regeneration of the Visceral mass in Antedon. Studies for the Biol. Labor. of the Owens Coll. Vol. I Manchester 1886 pag. 299*). Deren Angaben habe ich bestätigt gefunden; weitergehende Arbeiten sind mir nicht bekannt. Da bei den verwandten Asteroideen und namentlich Ophiuroideen ein viel weitergehendes Regenerationsvermögen feststeht, so versprochen auch die Crinoideen in dieser Richtung Erfolg. Die Versuche ergaben:

a) *Antedon rosacea* ist imstande ein ausgeschnittenes Fünftel, umfassend ein Armpaar, das zugehörige Scheibenstück und Teile der Centrakapsel und Basaltentakelchen zu regenerieren.

b) Vollständig halbierte Exemplare regenerieren die fehlenden zwei Armpaare und den Einzelarm.

c) Ein Fünftel von *Antedon* ist imstande, wenigstens noch ein Armpaar zu regenerieren (die basalen Tentakeln gehen währenddessen zu Grunde).

d) Die Scheibe kann vor diesen Operationen leicht entfernt werden, ohne dass die Regeneration verhindert würde, und wird selbst stets regeneriert. (Zur Entscheidung der Frage, ob hierbei der After stets wieder an dieselbe Stelle zu stehen kommt, sind noch nicht genügend Fälle gesammelt.)

e) Der Kelchboden kann nach Entfernung der Scheibe vollständig ausgekratzt werden, ohne dass die Regeneration der Scheibe verhindert würde.

f) Schneidet man sämtliche Armpaare bis auf eines, knapp am Grunde ab, so werden dieselben zugleich mit der Scheibe, die bereits nach Amputation von zwei Armpaaren abgeworfen wird, regeneriert.

g) Schneidet man sämtliche Armpaare ab, so dass nur die Centralkapsel mit dem kleinen Tentakelkranz übrig bleibt, so geht dieselbe zu Grunde, ohne zu regenerieren.

h) Die Armpaare können hingegen wenigstens noch ein Armpaar rudimentär regenerieren (doch fraglich, ob nicht ein kleines Kelchstückchen notwendig).

i) Einzelne Arme regenerieren nichts.

k) Einzelne Kelchstücke regenerieren nichts.

l) Schneidet man den basalen Tentakelkranz total ab, so wird derselbe (wenigstens in der Zeit der übrigen Regenerationen) nicht regeneriert.

m) Schneidet man den basalen Tentakelkranz samt dem basalen Teile der Centralkapsel ab, so wird zwar die offene Wunde überhäutet, aber weiter (wenigstens in der Zeit der übrigen Regeneration) nichts regeneriert.

n) Wird zugleich die Scheibe abgelöst, so regeneriert dieselbe regelmässig.

o) Wurde die Centralkapsel basal mit dem basalen Tentakelkranze entfernt und durch Durchbohrung des Kelchbodens das Centralnervensystem vollständig zerstört, so wurde nicht nur nichts regeneriert, sondern das Tier ging auch nach kurzer Zeit zu Grunde, obwohl die noch bleibenden Teile getrennt die Fähigkeit zur Regeneration besaßen.

p) Wurde nach Entfernung der Scheibe nur ein Schnitt zur Centralkapsel geführt und das Centralnervensystem zerstört, so verhält es sich ebenso.

„In Übereinstimmung mit den älteren Angaben konnte eine regenerative Thätigkeit losgelöster und isoliert gehaltener Scheiben (oder Scheibenhälften) nicht beobachtet werden. Es ist zwar ausserordentlich leicht, dieselben unverletzt vom Kelche abzulösen und dieselben bleiben auch einige Tage am Leben, was namentlich aus der Entleerung der Fäces geschlossen werden kann, zerfallen aber dann, ohne einen Versuch zur Wiederherstellung von Kelch oder Armen gemacht zu haben. Gehen der Scheibe überhaupt regenerative Potenzen ab? Zur Beantwortung dieser Frage wurden zwei Wege eingeschlagen. Es wurde a) die After-

papille abgeschnitten, während die Scheibe in ihrer natürlichen Lage auf dem Kelche angewachsen gelassen wurde, b) die Scheibe mehr oder weniger von der Unterlage abgelöst und beobachtet, ob dieselbe wenigstens wieder anwachsen würde.

a) Die Regeneration der abgeschnittenen Afterpapille ging regelmässig vor sich und das Funktionieren des neuen Afters konnte nach einem Monat beobachtet werden. Regenerative Potenzen gehen daher der Scheibe nicht ganz ab, und ihre Unfähigkeit, losgelöst zu bestehen oder zu regenerieren, dürfte dem Fehlen ausreichender ektodermaler Teile und namentlich solcher des Nervensystems zuzuschreiben sein.

b) Die Scheibe, zur Hälfte abgelöst, wuchs wieder vollständig am Kelche an. Es wurden nun Mittel angewendet, um ihre sofortige Rückkehr in die frühere Lage sofort nach der Operation zu verhindern. Diese waren

- α) Abschnitt der losgelösten Hälfte,
- ρ) Entfernung der Kelchhautkleidung unter der abgelösten Hälfte.
- γ) Unterschiebung eines gummierten Papierstreifens unter die abgelöste Hälfte.

δ) Unterschiebung der normalerweise die Scheibe von oben haltenden Basalcirrhien der Arme unter die fast ganz abgelöste Scheibe.

„In den beiden letzten Fällen wurde die Scheibe abgeworfen, in den beiden ersteren wuchs dieselbe wieder vollständig an und zwar waren die Radien nicht immer mehr nach den Armen orientiert, sodass anzunehmen ist, dass die Scheiben selbst hierbei eine gewisse regenerative Thätigkeit entfaltet haben. (Die Orientierung der Radien müsste unverändert wiedergekehrt sein, wenn die Regeneration von den Armpaaren ausgegangen wäre.)

„Kommt die Fähigkeit, auf dem Kelche wieder festzuwachsen, nicht nur der halbgelösten, sondern auch der ganz losgelösten Scheibe zu?

„Die Antwort fiel bejahend aus und hiermit ist ein bequemes Mittel zum Studium der Transplantation gegeben. *Antedon rosacea* kommt nämlich in verschiedenen, scharf unterscheidbaren Farbvarietäten vor, deren Färbung sich gleichmässig auf die Scheibe erstreckt. Karminrot, Orange, Chromgelb und Chokoladenbraun sind die ausgesprochensten. Es genügt nun die Scheiben von zwei verschiedenfarbigen Exemplaren abzuheben und rasch umzutauschen; die Tiere schliessen die Cirrhien sofort wieder über der neuen Scheibe und halten sie auf diese Weise an den Kelch angepresst, sodass deren Verlorenggehen erschwert wird. (Bedingung scheint die annähernd richtige Orientierung der Scheibe zu sein, sonst wird dieselbe abgeworfen und neu hergestellt.) In einer

Woche war die Verwachsung bei den Exemplaren, bei welchen kein Abwerfen der Scheibe eintrat, eine sichere. Es war auf diese Art ein gelbes Exemplar mit einer roten, ein gelbes Exemplar mit einer orangefarbenen, ein braunes Exemplar mit einer orangefarbenen und ein orangefarbenes Exemplar mit einer braunen Scheibe erhalten worden. Nach 20 Tagen wurden je eine Armspitze jedem Tiere abgeschnitten, um zu sehen, ob ein Einfluss der transplantierten Scheibe (welche die Verdauungsorgane enthält) auf die Farben des Regenerates wahrnehmbar sein würde. Dasselbe war nicht der Fall.“

Während über Regeneration der Molluskenkörper selber keine neuen Beobachtungen vorliegen, haben wir von einem physiologisch-chemisch geschulten Experimentator wertvolle Mitteilungen über die Regeneration der Molluskenschalen erhalten.

Die Regeneration dieser Schalen studierte W. Biedermann auf Grundlage sehr sorgfältiger und erfolgreicher Untersuchungen über Bau und Wachstum der Gehäuse. Den Gehäusen der Gastropoden kommt eine blätterige oder lamelläre Struktur zu, derart, dass die Schale in ihrer ganzen Dicke aus mehreren übereinanderliegenden Systemen dünner Kalkplättchen besteht, welche wie die Blätter eines Buches parallel nebeneinander liegen und in allen Schichten auf der schmalen Kante stehen, sodass ihre Ebene immer senkrecht zur Ebene der Schale gerichtet ist. Die langen Achsen der Plättchen bilden in benachbarten Schichten stets miteinander einen rechten Winkel. Niemals fällt die Ebene der Plättchen mit der Schalenfläche zusammen. Jedes einzelne Plättchen besteht wieder aus einer ausserordentlich grossen Zahl feinsten Kalkfasern, deren Richtungen sich in je zwei unmittelbar benachbarten Elementen rechtwinkelig kreuzen.

Die Entstehung dieser Schale vollzieht sich in folgender Weise.

Sobald unsere einheimischen *Helix*-Arten ihre Winterquartiere verlassen und dann eine Zeitlang reichlich Nahrung aufgenommen haben, beginnen sie alsbald damit, ihr Gehäuse zu vergrössern, indem sie vom Schalenrande aus in unmittelbarer Kontinuität mit der alten Schale ein mehr oder weniger langes Stück neuer Schale bauen. Dieser Vorgang spielt sich während mehrerer Wochen ab und erstreckt sich bei *Helix pomatia*, die etwas später mit dem Schalenbau beginnt als andere Species derselben Gattung, bis in den Hochsommer herein. Die neugebildete Schalensubstanz verrät sich sofort durch die grössere Durchsichtigkeit und ihre elastische, weiche Beschaffenheit; sie erscheint deshalb, da die dunkel pigmentierte Manteloberfläche allenthalben durchschimmert, viel dunkler als ältere Schalenteile und giebt dem Fingerdruck noch leicht

nach. Erst ganz allmählich verdickt sich die Schale von innen her durch Neuauflagerung von Kalksubstanz und wird dann hart und un-nachgiebig. Dies betrifft immer zuerst die dem alten Schalenrande zunächstliegenden und daher auch zuerst gebildeten Schalentheile, während eine ziemlich breite Zone des jungen Schalenrandes noch ganz weich-häutig und völlig kalkfrei erscheint. Es beginnt daher die normale Schalenbildung bei *Helix* ganz wie bei den Muscheln mit der Abscheidung eines zunächst ausserordentlich zarten und weichen, nur aus organischer Substanz bestehenden Häutchens (*Cuticula*, *Periostracum*) durch bestimmte Epithelzellen des Mantelrandes, also als eine reine Cuticularbildung.

Bezüglich der Kalkablagerung hat Biedermann die wichtige Beobachtung gemacht, dass der Hauptsache nach zunächst phosphorsaurer Kalk abgelagert wird, dem sich erst im weiteren Verlauf der Entwicklung Calciumkarbonat beigesellt.

Über die Regeneration der Schale nach Verletzungen beobachtete Biedermann folgendes.

Bricht man bei einer ausgewachsenen *Helix pomatia* im Frühsommer zur Zeit der energischsten Lebensthätigkeit in einiger Entfernung vom Rande ein Stück der Schale aus, so bedeckt sich schon nach wenigen Stunden die blossliegende Manteloberfläche mit einem zunächst ganz zarten und weichen Häutchen, welches jeder Form- und Lageveränderung des Mantels folgt und nur ganz lose aufliegt. Entfernt man es möglichst sorgsam und entfaltet es nach Thunlichkeit in Wasser, so überzeugt man sich sofort schon bei schwacher Vergrösserung, dass das Häutchen, welches ausserordentlich leicht einreisst, nicht bloss aus organischer Substanz besteht, sondern Kalkkörperchen theils einzeln, theils in Gruppen vereint in grosser Zahl eingelagert enthält. Dieselben zeigen ausserordentlich verschiedene Form und Grösse, charakterisieren sich aber in ihrer Gesamtheit als Sphäriliten und bestehen im wesentlichen aus Calciumkarbonat. Da hier also eine wirkliche *Cuticula* fehlt und auch niemals die Bildung der charakteristischen gekreuzten Lager stalaktitenförmiger Kalkkörper eintritt, welche normalerweise die äussere Schalenschicht zusammensetzen, so kann von einer Wiederherstellung normal gebauter Schalensubstanz nicht die Rede sein. Bricht man dagegen bei einer „bauenden“ *Helix pomatia* ein Stück des Schalenrandes heraus, so erfolgt vom Mantelwulst nicht nur eine Neubildung der Kalkschicht, sondern vor allem auch eine solche der *Cuticula* (*Periostracum*), an dessen Innenfläche jene erst abgelagert wird. Später aber erfolgt unter dem Schutze

der in jedem Falle an einer verletzten Stelle zunächst gebildeten sphäritisch gebauten Deckschicht schliesslich die Absetzung einer inneren Kalklage von ganz normaler Struktur (Blätterschicht).

Unter den Arthropoden liefern die Krebse ein ungemein interessantes Objekt für Regenerationsstudien.

C. Herbst hat weitere Versuche über die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen bei Krebsen angestellt, welche die Abhängigkeit der Qualität des Regenerats von den nervösen Centralorganen beweisen. Wenn er bei gewissen Krebsen (*Palaemon* und *Palinurus*) einen kalottenförmigen Teil des gestielten Auges und ausserdem die Augenganglien des Augenstiels entfernte, so wurde statt eines Auges eine Heteromorphose, und zwar eine rudimentäre Antennula gebildet.

Ebenfalls an Krebsen hat H. Przibram Regenerationsversuche in grossem Umfange gemacht. Er erzielte Regeneration von total exstirpierten Gliedmassen und von Segmentteilen, „schreitbeinähnliche Bildungen an Stelle von Maxillipeden“ (Richard), Vertauschung der Scheren bei *Alpheus*, regenerative Doppelbildungen durch Teilung der Regenerationsanlage, wie sie schon Barfurth und Törnier bei Amphibien ausgeführt hatten, gleichsinnige Regeneration der Hummerscheren¹⁾, Herstellung von Krabben mit gleichen Scheren und „centrale Autotomie“ — mit nachfolgender Regeneration — indem er die Ganglien mittelst Durchbohrung des Coxopoditen (oder grösserer Abschnitte der Gliedmasse) und Weiterführung des Stiches centralwärts zerstörte.

Die wunderliche Orthopterengruppe der Phasmiden hat neuerdings, wie Godelmann bemerkt, in doppelter Hinsicht das besondere Interesse der Zoologen auf sich gezogen; durch die bei ihnen vorkommende Parthenogenese und durch ihre hochgradige Regenerationsfähigkeit. Godelmann hat die Regeneration und Autotomie dieser Insekten geprüft und folgende Ergebnisse erlangt.

Wie bei anderen Tieren ist auch hier die Regenerationskraft um so grösser, je jünger die Larven des Versuchstieres (*Bacillus Rossii* Fabr.) sind. Die Regeneration der amputierten Stücke findet langsam unter der Haut statt, sodass bei der nächsten Häutung das Neu-

1) Die Hummern besitzen typischerweise verschiedene Scheren rechts und links, wobei die Verteilung beider Scheren bei beiden Geschlechtern annähernd gleich ist. Mit Stahr unterscheidet Przibram die dünne, gestreckte, mit schmalen Zähnchen versehene „Zähnnchenschere“ von der dicken, stark gekrümmten mit breiten unregelmässigen Mahlzähnen versehenen „Knotenschere“.

gebildete plötzlich sichtbar wird. Am vollkommensten regenerierten die Tarsen an dem mittleren, weniger gut am ersten Beinpaar. Wurden sämtliche Tarsenglieder des letzten Beinpaares amputiert, so erfolgte fast stets ein Abwerfen (Autotomie) dieser Gliedmassen, die vom Insekt am notwendigsten gebraucht werden. Das Abwerfen des Beines scheint demnach durch die besondere Empfindlichkeit des Verlustes bedingt zu sein.

Amputierte Cerci und Antennen wurden zwar regeneriert, wuchsen aber langsam und erreichten nie die normale Grösse. Regeneration eines Teils des letzten Abdominalsegments wurde in einem Falle beobachtet. Schräg abgeschnittene, gespaltene oder abgequetschte Glieder wurden nicht, oder sehr unvollkommen regeneriert, aber sogleich oder bei der nächsten Häutung abgeworfen.

Nach der Autotomie erfolgte die Regeneration viel vollkommener als nach künstlich gesetzten Defekten, wie schon Bordage bei seinen Regenerationsstudien an Phasmiden beobachtet hatte. Bei *Bacillus Rossii* erfolgt die Autotomie an einem dunkeln ringförmigen Verwachsungstreifen zwischen Schenkel und Trochanter. Sie geschieht durch sofortiges Abwerfen infolge von Muskelkontraktion oder durch langsame Ablösung infolge von Degeneration der Gewebe und Lockerung des Chitins. Die sofortige Autotomie ist, wie schon Bordage erkannt hatte, ein einfacher Reflexakt, denn sie konnte bei einem dekapitierten Tiere ebensogut hervorgerufen werden, wie bei einem lebenden. Dasselbe Resultat erzielte Contejean bei einer Heuschrecke.

Die Beobachtungen von Giard und Bordage, dass bei pentameren Insekten sehr oft nur vier Fussglieder an Stelle des abgeschnittenen fünfgliedrigen Tarsus sich regenerierten, wurde von Godelmann für *Bacillus Rossii* bestätigt. Trotzdem hält es Godelmann für gewagt aus diesen Ergebnissen auf eine „atavistische“ Regeneration zu schliessen. Ich komme hierauf in der zusammenfassenden Besprechung am Schlusse dieses Berichtes zurück.

Beachtenswert ist noch, dass Godelmann im Anschluss an Weismann geneigt ist, den Besitz der Bruchstelle am Bein der Phasmiden und die Lokalisation des Regenerationsvermögens an dieser Stelle für eine im Kampf ums Dasein erworbene zweckmässige Eigenschaft zu halten. Das spricht also für die Weismannsche Auffassung der Regeneration als einer Anpassungserscheinung.

Die hier besprochene Autotomie kommt aber nicht nur bei Arthropoden vor.

Zahlreiche interessante Beobachtungen über Selbstverstümmelung (Autotomie) mit oftmals nachfolgender Regeneration hat Riggenbach in der Zoologischen Station zu Neapel angestellt. Ein Schlangensterne (*Ophioderma longicauda*) wirft, wenn er aus dem Wasser genommen wird, seine Arme ab, um die Eintrocknung der wesentlichsten Körperteile (Mundscheibe) zu verhindern, oder zu verlangsamen. Einige Muscheln (*Lima hians* und *L. inflata*) werfen freiwillig die Tentakeln, an denen sie festgehalten werden, ab. Unter den Schnecken lösen sich bei den zarten Aeoliden die Papillenkienmen des Rückens leicht ab und werden wieder hergestellt. Ebenso verhalten sich die Papillen auf dem Rücken von *Tethys leporina*; die Regenerate haben aber, wie schon Parona beobachtete, Doppelspitzen und unterscheiden sich dadurch von den normalen Papillen. Bei den Cephalopoden kommt Selbstverstümmelung ebenfalls vor: *Octopus Defilippii* wirft den Arm, an dem er festgehalten wird, ab. Die Beobachtungen an Crustaceen deckten sich mit den bereits bekannten Befunden. (Vgl. die Versuche von Przibram!)

G. Tornier teilt Experimente über die Erzeugung überzähliger und Zwillingsbildungen bei Insekten mit. Es gelang die Herstellung gegabelter, ringförmiger, sichelförmiger, verschmälerter und Zwergflügeldecken beim Mehlkäfer (*Tenebrio molitor*). Derselbe Forscher hat ferner der Regenerationsfähigkeit amputierter Beine und Fühler bei Käfern nachgespürt und folgendes gefunden:

1. Ausgebildete Käfer und Puppen des Mehlkäfers (*Tenebrio molitor*) regenerieren abgeschnittene Gliedmassen, Fühler und Flügeldecken nicht.

2. Bei den Mehlkäferlarven dagegen ist Gliedmassen- und Fühlerregeneration sehr wohl möglich, tritt aber nicht immer und zuweilen nur mangelhaft ein aus folgenden drei Gründen:

Werden nämlich zunächst solchen Larven, welche nur einige Tage vor der Verschuppung stehen, Gliedmassenteile weggeschnitten — die Fühler werden später besprochen —, so findet bei der Verschuppung keine Regeneration des verlorenen Gliedmassenabschnittes statt; der Defekt geht also unverändert auf die Puppe und später auf das Vollkerf über. Dieses hat alsdann also „angeborenen“ Gliedmassenmangel, und es fehlt demnach der Puppe und dem Vollkäfer jede grössere Regenerationsfähigkeit.

Werden dagegen zweitens den Käferlarven lange Zeit vor der Verpuppung Gliedmassenteile ganz oder zum Teil abgeschnitten, so wachsen diese bereits zur Larvenzeit des Tieres wieder nach und können, wenn das Tier sehr jung verstümmelt wurde, noch mehrere Male abgeschnitten und regeneriert werden. Das Regenerat selbst wird dabei ziemlich schnell angelegt, wächst dann aber recht langsam und das Nachwachsen geschieht sprunghaft, und zwar nur bei jeder Häutung der Larve.

Wein drittens bei den Mehlkäferlarven die Beine längere Zeit vor der Verpuppung, aber doch so abgeschnitten werden, dass die Tiere noch mit einer Wundstelle, die Wundschorf trägt, zur Verpuppung kommen, so kommen die Beine hierbei noch zur Entwicklung, aber sie gelangen nicht mehr zu voller Grösse, sondern bleiben kleiner und zwar proportional der Zeit, welche ihnen — zwischen Verletzung und Verpuppung — für Auslösung und Fortbildung des Regenerats verblieb.

d) Regeneration von Körperteilen bei Wirbeltieren.

Bei seinen oben erwähnten Experimenten überzähliger und Zwillingsbildungen gelang G. Tornier auch die Herstellung gegabelter Beine bei Urodelenlarven, beckenbürtiger überzähliger Gliedmassen bei *Molge taeniata*, gegabelter Schwänze bei ganz jungen Larven von *Bombinator* und *Molge*.

e) Regeneration der Gewebe und verwandte Erscheinungen: Transplantation, Metaplasie, Entstehung der Geschwülste.

In Verfolg seiner Studien über die Geweihbildung bespricht Rörig die Abnormitäten (Monstrositäten) der Hirschgeweihe, die von jeher die Aufmerksamkeit der Beobachter auf sich gelenkt haben. Wird z. B. das alte Geweih nicht rechtzeitig abgeworfen, so kann unterhalb der Rose des alten Geweihes ein neues zur Entwicklung kommen, und es können so Doppel- und sogar Triplum-Geweihe entstehen. Verletzungen des Stirnzapfens haben abnorme Geweihbildungen zur Folge, da Stirnzapfen und Geweih ein einheitliches Organ bilden. Höchst merkwürdig aber ist der kausale Zusammenhang zwischen den öfter vorkommenden Verletzungen der Extremitäten und der Geweihmissbildung, der sich in folgenden Gesetzen kundgibt:

1. Verletzungen der Knochen und Weichteile der Extremitäten wirken auf die Geweihentwicklung und auf die Geweihbildung deprimierend und deformierend ein, deprimierend, indem die Geweihentwicklung in der Grösse hinter der normalmässigen zurückbleibt, deformierend, indem die Geweihbildung zu Formen führt, die sich von den typischen

und normalen mehr oder weniger weit entfernen und bizarre Formen und wirkliche Missbildungen darstellen.

2. Verletzung der Weichteile und Knochen einer Vorderextremität wirkt auf die Geweihbildung beider Geweihhälften, also bilateral deformierend ein und zwar mit der Massgabe, dass die Wirkung auf der verletzten Seite gröber ist als auf der nichtverletzten.

3. Verletzung der Weichteile und Knochen einer Hinterextremität wirkt auf die Geweihbildung — wie es scheint ausnahmslos — in diagonalen Richtung, d. h. auf die Geweihhälfte der anderen Seite deformierend ein; zuweilen wird auch die auf der verletzten Seite entwickelte Stange von einer Reduktion mitbetroffen; es ist dies aber selten; noch seltener ist eine auch nur geringe Deformation dieser Geweihhälfte vorhanden.

Die Untersuchungen Rörigs über die Variationen der Geweihe in Bezug auf Sprossenbildung ergaben, dass die individuelle Variation des Geweihes in erster Linie von der Konstitution des geweihentwickelnden Individuums abhängig ist. Bei günstiger Konstitution ist die Bildung schaufelförmiger, starker Sprossen, überschüssiger Sprossen etc. häufiger als sonst. Die Variation kann auch zur Bildung hyperplastischer Geweihe führen. Bei Hirschen sind Geweihe von 20, 44 und 66 Endern beobachtet worden und das Gewicht eines 44 Enders betrug 33,5 kg. Auch bei Rehen sind Geweihe von 10, 16 und 20 Enden gefunden worden, und den höchsten Grad von Hyperplasie hat ein virginianischer Hirsch (*Cariacus virginianus*) mit 78 Sprossen erreicht!

Die Ursache der Entstehung reduzierter Geweihbildungen ist in der gestörten Ernährung des Organismus zu suchen. Das wird verständlich, wenn man bedenkt, dass ein mässig schweres Edelhirschgeweih von 7 kg Gewicht in ca. 140 Tagen vollkommen aufgebaut wird, sodass also täglich ca. 50 g Geweihmasse gebildet werden. Die Ursache der Geweihmissbildungen bleibt in Dunkel gehüllt und die Ursache für die Entstehung hyperplastischer Bildungen ist durch den Hinweis auf Variationen der Geweihbildung bei guter Konstitution und Ernährung nur wenig aufgeklärt.

Deutlicher ergibt sich die Ursache einer Knochenhyperplasie bei den Versuchen von Knickmeyer und E. Fuld, die unter Roux Leitung ausgeführt wurden. Die Experimentatoren exartikulierten jungen Hunden die Vorderbeine im Schultergelenk und liessen sie dann mit ihren Geschwistern desselben Wurfs als Vergleichstieren aufwachsen. Die Tiere hatten dadurch eine känguruhähnliche Gestalt erhalten und waren auf stärkeren Gebrauch der Hinterextremi-

täten angewiesen. Sie wurden längere Zeit (280—446 Tage) nach der Operation getötet, gemessen und mit den Kontrolltieren verglichen. Das Ergebnis war, dass bei den am meisten mit den Hinterbeinen hüpfenden und auf ihnen aufrecht sitzenden Hunden unter dem Einfluss dieser für sie abnormen Haltung und Lokomotionsweise sich eine Veränderung in den Längenverhältnissen von Femur und Tibia ausgebildet hat, welche die relativen Masse dieser Knochen den entsprechenden Verhältnissen an normaler Weise häufig diese Haltung und Lokomotionsweise annehmenden Tieren (Känguruhs) ähnlicher machte. Damit hat sich also eine Art funktioneller Anpassung in der Länge der zu einer veränderten Verwendung herangezogenen Knochen bekundet, welche eine Transformation des Tieres im Sinne Lamarcks darstellt.

Im Anschluss hieran sind noch folgende experimentellen Untersuchungen über Knochenregeneration zu erwähnen.

Bei der Heilung von Knochenfrakturen beobachtete Fujinami, dass bei der Entwicklung von osteoidem Gewebe und von Knorpelgewebe aus zelligem Keimgewebe die Entwicklung der Grundsubstanz intercellulär beginnt, dass aber bei weiterem Ausbau derselben auch Teile des Protoplasmas sich in Grundsubstanz umwandeln. Er tritt aber für eine doppelte Entstehung der Grundsubstanz ein, wie sie schon Ziegler für das unter pathologischen Verhältnissen entstehende fibrilläre Bindegewebe angenommen hatte. Die Bildung des osteoiden Gewebes und des Knochens aus Knorpelgewebe wird durch Vaskularisation des Knorpels eingeleitet und erfolgt alsdann teils durch Metaplasie des noch erhaltenen Knorpels, teils durch Neoplasie in dem neugebildeten Markgewebe. Ein Teil der Knorpelzellen wird bei Bildung der Markräume nach Auflösung der Kapsel selbständig und verwandelt sich ohne Degenerations-Erscheinungen in Bestandteile des neugebildeten Markraumes um (Markzellen). Die zu Markzellen gewordenen Knorpelzellen sehen den Osteoblasten ähnlich. Ob aber thatsächlich eine Metaplasie der Knorpelzellen in Osteoblasten vorkommt, bleibt ebenso unentschieden, wie die Frage, woher die an der Knorpelgrenze auftretenden Blutkörperchen stammen. Der Autor ist der Ansicht, dass sich Knorpelzellen nicht in rote Blutkörperchen umwandeln, hält aber eine Beteiligung der Knorpelzellen an der Bildung der Blutgefäßwände nicht für unmöglich.

Wendelstadt hat einen experimentellen Beitrag geliefert zur Klärung der Frage, ob ein Gewebe sich aus andersartigen Geweben regenerieren kann. Er entfernte bei Urodelen (Axolotl, Triton, Salamandra) an einem Unterarm Ulna und Radius unter sorg-

fältigster Schonung der übrigen anliegenden Gewebe und der Hand. Das so verkürzte Glied zeigte tiefe Falten zwischen Oberarm und Hand, bildete aber keine Spur eines neuen Vorderarmknochens. Die Ergebnisse anderer Versuche fasst Wendelstadt, wie folgt, zusammen:

1. Knochen und Knorpel regenerieren sich bei den Urodelen nur von Knochen und Knorpelzellen und nicht von irgend einem anderen Gewebe aus.

2. Die Regeneration geschieht nur im Entwicklungsgebiete des betreffenden Knochens sowohl in centrifugaler wie in centripetaler Richtung.

3. Ein in ausreichendem Masse verletzter Knochen bildet in centrifugaler Richtung die in seiner Wachstumsrichtung liegenden Knochen neu, auch wenn die Gebilde noch vorhanden sind, aber durch einen Substanzverlust von ihm getrennt liegen.

4. Ein verletzter Knochen bildet niemals einen neben ihm liegenden, nach abgelaufener Entwicklung von ihm getrennten Knochen. Die Ulna regeneriert nicht den Radius und umgekehrt.

5. Ob in centripetaler Richtung auch eine so ausgiebige Regeneration stattfinden kann, wie in centrifugaler, ist aus meinen Versuchen nicht zu folgern. Ich habe in dieser Richtung nur Ausbesserung, aber keinen Ersatz gesehen.

Walter Gebhard hat in sorgfältigen und sehr eingehenden Untersuchungen den funktionellen Bau einiger Zähne und die funktionelle Anordnungsweise der Bauelemente des Wirbeltierknochens studiert. Diese bedeutenden Arbeiten gehören dem Gebiete der Entwicklungsmechanik an und können hier nicht besprochen werden. Das wesentliche Ergebnis aber, dass auch im feineren Aufbau des Knochens die Funktion ein ganz hervorragend wichtiger Faktor für die Entstehung, Erhaltung, Rückbildung und Umbildung der Gestaltungen und schliesslich auch Zerstörung der feinen und feinsten Teile ist, gilt ohne Zweifel auch für den regenerierten Knochen, bei dessen Gestaltung die Funktion bekanntlich eine grosse Rolle spielt. So sagt deshalb Gebhard selber: „Es wäre, wenn ich an dieser Stelle nicht ausdrücklich beabsichtigte, die Anziehung pathologischen Materiales zu unterlassen, nicht eben schwer, aus der Bruchheilung aus periostitischen und ostitischen Prozessen den zuerst gebildeten Überschuss von Material und die sekundäre funktionelle Ausgestaltung durch Resorption des Überflüssigen an recht heterogenen Stellen nachzuweisen“ (pag. 168.)

Auch die Muskelregeneration ist wieder studiert worden.

Die hauptsächlichsten Veränderungen in den Muskeln des *Plethodon cinereus* während des Vorganges der Regeneration sind nach Elisabeth W. Towle folgende:

I. In den durchschnittenen Muskeln (des Unterarms) teilen sich die Kerne direkt, und in den äusseren Bündeln zerfallen die Fasern, wobei sie Massen von Kernen zurücklassen mit einem kleinen Rest von Cytoplasma. Einige von den Zellen, die auf diese Weise gebildet werden, teilen sich später mitotisch und durch sie wird neue Muskelsubstanz abgeschieden. Da die Zahl der Kerne indessen die normale Zahl der Fasern weit übertrifft, so müssen viele Kerne degenerieren oder verlagert werden.

II. Die Fasern der inneren Bündel zerfallen nicht, sondern teilen sich der Länge nach, indem sie kleinere Fasern entstehen lassen, welche bald nicht mehr von den in I. beschriebenen unterschieden werden können.

III. Die Anordnung in Muskelbündel wird ungefähr nach Ablauf von 6 Wochen deutlich.

IV. In den Muskeln des Oberarms findet keine Veränderung statt.

Wir wenden uns nun zu dem Gebiete des Nervensystems und der Sinnesorgane.

Die Regeneration peripherer Nerven geht nach den Untersuchungen Purpuras aus vom centralen Stumpf durch Bildung zahlreicher, oft verästelter Achsencylinder. Über den Ursprung derselben will Purpura später Mitteilungen machen. Wurde dem centralen Stumpf eine Gummikapuze aufgesetzt, so degenerierte der ganze von Gummi bedeckte Abschnitt der Nerven und die Regeneration begann oberhalb (centralwärts) dieses Abschnittes.

Die Regenerationsfähigkeit der peripheren Nerven wird von den Chirurgen bei der Neuroplastik verwertet. So wird z. B. das peripherische Ende eines Nerven, der einen grösseren Substanzverlust erlitten hat, an das centrale Ende eines Nachbarnerven, der ebenfalls einen grösseren Defekt, aber mehr peripherwärts aufweist, nach Auffrischung angenäht (*greffe nerveuse*, Létiévant). Am einfachsten ist der Versuch, wenn solche Nerven, die funktionell gleichartig und gleichwertig sind, durch die Nervenpfropfung in neue Beziehungen zu einander gebracht werden. Von diesem Gesichtspunkte aus vernähte Manasse bei Hunden den N. facialis mit dem N. accessorius, um festzustellen, ob das peripherische Ende des beim Austritt aus dem Foramen stylo-mastoideum durchschnittenen N. facialis mit dem N. accessorius so

verwächst, dass die Gesichtslähmung verschwindet. Es ergab sich, dass nach 11—14 Monaten die Lähmungen und die Atrophie der Gesichtsmuskeln schwanden. Dieses Resultat erklärt sich bei 2 Tieren nach Freilegung der Operationsstelle in der Narkose dadurch, dass eine Regeneration des resezierten Facialisstammes und eine nachträgliche Verbindung zwischen der Nahtstelle und dem Stamm des N. facialis eingetreten war. In zwei anderen Fällen aber war von einer solchen Regeneration oder Verwachsung nichts zu bemerken, und man muss hieraus schliessen, dass die physiologische Thätigkeit des N. facialis durch die Vereinigung mit dem Accessoriusstamme wiederhergestellt wurde.

Gustav Wolf hat seine berühmt gewordenen Versuche über die Regeneration der Urodelenlinse dadurch erweitert, dass er bei den grossen Larven von Triton cristatus nach Eröffnung des Bulbus von der Mundhöhle aus die Linse von hinten her herausholte. Bei den günstig verlaufenden Fällen wurde genau der nämliche Verlauf der Linsenregeneration beobachtet, wie bei der normalen Extraktion. Vom oberen Irisrande erfolgt die Regeneration, die schliesslich zur Neubildung einer völlig normalen Linse führt. Damit ist bewiesen, dass nicht der Reiz, den beim Durchtritt der Linse der Pupillarrand empfängt, diesen veranlasst, die neue Linse zu bilden, dass diese Neubildung vielmehr genau in der nämlichen Weise zu stande kommt, wenn die Linse gar nicht durch die Pupille hindurch gedrückt wurde.

Ferner hat G. Wolff Tiere, denen die Linse exstirpiert war, nach Durchschneidung des Halsmarkes in Rückenlage gebracht, bis die Linsenregeneration eingetreten war. Die Tiere sind nach Abtrennung des Halsmarkes nicht mehr im stande, sich aus der Rückenlage umzudrehen. Auch bei diesen Tieren wird die neue Linse vom oberen Irisrande gebildet, obgleich er seiner Lage nach der untere war. Es ist damit bewiesen, dass die Schwerkraft die Neubildung nicht auslöst.

Es sei hierzu bemerkt, dass F. Reinke dasselbe Resultat bei Salamanderlarven erzielte, die er nach Exstirpation der Linse durch Ätherisierung in Rückenlage erhielt. Aus einigen speziellen Fällen schliesst Reinke freilich, dass die Schwerkraft unter Umständen doch vielleicht sekundär einen fördernden Einfluss haben kann und stimmt Fischel darin bei, dass auch der untere und seitliche Rand der Iris potential im stande ist, eine Linse zu bilden.

Nach dem jetzigen Stande unserer Erfahrungen müssen wir aller-

dings sagen, dass wir noch nichts Sicheres darüber wissen, welcher Reiz die Linsen Neubildung auslöst. Aber auch G. Wolff hält es für selbstverständlich, dass die Iris durch irgend welche Reize zur Reproduktion der Linse veranlasst wird. „Mit dem Zweckmässigkeitsproblem hat aber die Frage, welches die auslösenden Reize sind, nichts zu thun“ (pag. 339). Eine Aufklärung der vielen Rätsel, die diese Regeneration bietet, ist zur Zeit noch nicht möglich.

Von mehreren Forschern gleichzeitig und unabhängig von einander ist die physiologische und morphologisch wichtige Lösung der Frage, ob und in wiefern die Regeneration vom Nervensystem abhängig ist, in Angriff genommen worden. Bei Wirbellosen (Krebsen) führte Kurt Herbst (1896) den Nachweis, dass an Stelle total mit dem Stiel extirpierter Augen nie wieder Augen, sondern stets antennenähnliche Organe wiedererzeugt wurden; wenn aber die Augen allein entfernt wurden, die Augenganglien mit dem Stiel also erhalten blieben, so wurde ein Auge regeneriert. Herbst fasste demgemäss die Entstehung neuer Augen an Stelle amputierter als eine formative Reizwirkung auf, welche von den Augenganglien auf eine zur Zeit noch unbekannte Weise ausgelöst wird.

Hierher gehört auch, wie H. Driesch bemerkt (pag. 66), die Beobachtung von H. D. King (1900), dass der ventrale Teil des Armes, in dem der Armnerv verläuft, den dorsalen Teil neu zu bilden vermag, aber nicht umgekehrt. Ferner der Befund von R. Monti, nach welchem Teile von Polycladen, welche eines der Ganglien des Kopfes besaßen, sich schneller regenerierten als andere und die von Przibram experimentell ermittelte Thatsache, dass bei Crinoiden der Kelch, welcher das Nervensystem besitzt, wohl die Scheibe, aber nicht die Scheibe den Kelch regenerieren kann, obwohl die Scheibe regenerative Potenzen überhaupt besitzt und z. B. die Afterpapille wiederherzustellen vermag.

Andererseits ermittelte Carrière durch seine Regenerationsversuche an Schnecken, dass nach Amputation eines Fühlers, der das Auge und das Fühlerganglion enthält, trotzdem das Auge regeneriert wird.

Wenn also die Ergebnisse der Versuche an Wirbellosen die Abhängigkeit oder Nichtabhängigkeit der Regeneration vom Nervensystem noch nicht mit Sicherheit entscheiden lassen, so gilt dasselbe von den Versuchen an Wirbeltieren.

Bei Amphibien untersuchte Barfurth und sein Schüler Richard Rubin den Einfluss des Nervensystems auf die Regeneration. Barfurth exstirpierte (1897) Axolotln ein Stück des Rückenmarks im

Schwanz und schnitt unterhalb der Unterbrechungsstelle die Schwanzspitze ab. Nach etwa 6 Wochen war die Verletzung des Rückenmarks noch nicht regeneriert, wohl aber die Schwanzspitze. Da bei diesen Versuchen Nerven Anastomosen die Regeneration beeinflussen konnten, so zog Barfurth aus den Ergebnissen nur den Schluss, dass der Zusammenhang mit dem Rückenmark unterbrochen sein, und peripher von der Unterbrechungsstelle doch Regeneration erfolgen kann. Entsprechende Versuche an Larven von *R. fusca* hatten ein gleiches Ergebnis.

Weitere Experimente wurden dann von R. Rubin (1900—1902) auf Veranlassung von Barfurth an Froschlärven in der Weise angestellt, dass ganz jungen Tieren nach dem Vorgange von A. Schaper das ganze Gehirn mit den Anlagen der Sinnesorgane und gleichzeitig die Schwanzspitze amputiert wurde.

Es ergab sich, dass die Tiere die Schwanzspitze gerade so schnell und in demselben Umfange regenerierten, wie die normalen Kontrolltiere. Der Mangel des Gehirns hatte also in diesem frühen Stadium der Ausbildung auf die Regeneration keinen Einfluss.

Ferner schaltete Rubin den Einfluss des centralen und peripheren Nervensystems dadurch aus, dass er bei Axolotln den Plexus axillaris einer vorderen Extremität resezierte und nach gleichzeitiger Amputation eines peripheren Stückes der Gliedmasse den Erfolg beobachtete. Es ergab sich, dass die Ausschaltung des Nervensystems keinen Einfluss auf den rechtzeitigen Eintritt und die ersten Stadien der Regeneration hatte, dass sich aber später der Mangel der Innervation oder auch der fehlenden Funktion in einer sehr erheblichen Verzögerung der regenerativen Vorgänge und in einer Hypoplasie des Regenerates äusserte wie sie z. B. Samuel auch bei Regeneration der Vogelfedern nach Durchschneidung des Plexus axillaris beobachtete.

Eine Parallele hat das Ergebnis dieser Versuche in der Beobachtung Kirbys, dass trotz Durchschneidung des N. ischiadicus bei Kaninchen verletzte Muskelfasern sich regenerierten und in den Erfahrungen der Chirurgen (Ollier, Kusmin, Muscatello und Damascelli, Kapsammer), dass trotz Nervendurchschneidung die Bildung eines Callus bei einer Frakturheilung in normaler Weise abläuft.

Dasselbe Problem hat G. Wolff durch Experimente an Triton, die während der letzten vier Jahre angestellt wurden (124, pag. 319) zu lösen versucht. Um das Rückenmark mit den Spinalganglien bei der

Regeneration der (hinteren) Extremität auszuschalten, schnitt er das betreffende Stück der Wirbelsäule in toto heraus. Die Versuche unterschieden sich aber von denen Rubins dadurch, dass diese Operation nicht an den gleichzeitig, sondern früher eines Teiles der Extremität beraubten Tieren vorgenommen wurde.

G. Wolff amputierte also einer Anzahl von Tieren den Fuss, wartete das Regenerationsstadium ab, in welchem der keulenförmige Regenerationskegel die Form einer Schaufel mit hervorwachsenden Fingern angenommen hatte und exstirpierte dann das entsprechende Wirbelsäulenstück. So konnte zwar nicht entschieden werden, ob der Regenerationsprozess eingeleitet wurde, wohl aber, ob der bereits eingeleitete Regenerationsprozess nach Ausschaltung des Centralnervensystems und der Spinalganglien weitergeführt wird. Letztere Frage konnte verneint werden. Wie bei den Versuchen von Rubin stellten sich in einer Anzahl von Fällen bei G. Wolffs Versuchen nach langem Stillstand der Regeneration späterhin wieder Regenerationserscheinungen ein, weil eine Innervation durch Regeneration von Nerven wahrscheinlich auf Umwegen wiederhergestellt war. Hierbei beobachtete G. Wolff interessante Missbildungen, die sich vor allem durch eine weitere Reduktion der Zehenzahl kundgab. Während nämlich schon das normale Regenerat des Hinterfusses bei Triton nur vier (statt der normalen fünf!) Zehen hat, wurden an den oben erwähnten Tieren in mehreren Fällen nur zwei oder drei Zehen regeneriert.

G. Wolff hat dann noch die Frage erörtert, ob man die eingetretenen Defektbildungen etwa lediglich auf die Unbeweglichkeit der gelähmten Extremitäten, also nicht auf den Ausfall nervöser, sondern lediglich funktioneller Reize zurückführen könne. Während ich mit R. Rubin diese Frage unentschieden liess, ist es nach G. Wolff lediglich der Ausfall der Innervation, welche die Hemmungsbildungen hervorbrachte, da er in mehreren Fällen eine vollständig gelähmte Extremität sich normal regenerieren sah. G. Wolff zieht demnach aus seinen Versuchsergebnissen den Schluss, dass das Nervensystem eine morphogenetische Funktion hat.

In das hier berührte, noch sehr dunkle Gebiet der Korrelationen bei der Entwicklung und Regeneration ist auch H. Spemann mit seinen Experimenten über die Abhängigkeit der Linsenbildung vom cerebralen Teil des Auges eingedrungen. Nach cirkumskripten Zerstörung des Keimbezirkes für den einen Augenbecher in der Medullarplatte, die eine rudimentäre Ausbildung des Augenbechers zur Folge hatte, blieb die Bildung der Linse und der Cornea aus, so-

lange der Augenbecher die Epidermis nicht berührte, trat aber nachträglich ein, wenn die Berührung stattfand.

Zum Schluss sei noch auf das in den letzten Berichten vielfach erörterte Eigenleben (*vita propria*) der Gewebszellen aufmerksam gemacht, welches in Versuchen von L. Loeb zu Tage trat: Isoliertes Epithel des Meerschweinchenohres wuchs in Agar hinein; jedoch hörte das Wachstum nach einiger Zeit auf.

Über Transplantations-Ergebnisse berichten folgende Arbeiten.

Foa versuchte Hoden und Teile vom Hoden in die Bauchhöhle oder in den Hoden desselben Tieres oder eines Individuums derselben Species zu transplantieren, fand aber im wesentlichen dasselbe Resultat, wie Ribbert und Herlitzka: die transplantierten Stücke degenerierten. Dagegen behielten embryonale Ovarien, die einem weiblichen Tiere derselben Art eingepflanzt wurden, ihre Funktion; wurden sie einem männlichen Tiere implantiert, so behielten sie kurze Zeit ihre normale Struktur, atrophierten aber schliesslich ganz und gar. Es gelten also auch jetzt noch die Angaben Ribberts über Transplantationen dieser Art in allen wesentlichen Punkten. (S. diesen Bericht, 1898, pag. 666 ff.)

Saltykow war durch zahlreiche Versuche (s. diesen Bericht, 1900, pag. 581) zu dem Schlusse gekommen, dass es sich bei Transplantation stets um mehr oder weniger ausgesprochenen Untergang und Wiederherstellung der transplantierten Gewebe handelt. Das wurde an abgeschnittenen Rattenschwänzen, die 14 Tage im Eisschrank aseptisch aufbewahrt und dann unter die Rückenhaut transplantiert wurden, bestätigt.

Zur Metaplasiefrage bringt Pollack Mitteilungen über Umwandlung von Epithel einer Art in Epithel einer anderen Art (Epithel-metaplasie) und über Umwandlung von Bindegewebe in Knochen (Bindegewebsmetaplasie).

In diesen Fällen hält sich also, wie Marchand sagt, die Metaplasie innerhalb der Grenzen der einzelnen Keimblätter.

Lubarsch dagegen ist der Ansicht, dass dieser Satz schon durch mehrere Erfahrungen unterbrochen ist, nämlich 1. die Metaplasie endodermalen Gallenblasenepithels in ektodermale Epidermis; 2. die Metaplasien von Serosa- und Blutgefässepithelien einerseits in Bindegewebszellen, andererseits in hohe, cylindrische, verschleimende Epithelien. Beide hier erwähnten Metaplasien wurden in nicht gerade häufigen pathologischen Fällen (bei Entzündungen) beobachtet.

Aus solchen Erfahrungen und aus der vielberufenen Linsenregeneration aus dem Irisepithel bei Urodelen schliesst Lubarsch, dass die inäquale Teilung, die zur Spezifikation der Gewebe führt, nicht alle Anlagen aus den Zellen herausbringt, sondern höchstens zeitweise unterdrückt, wie O. Hertwig und andere Autoren wollen. Lubarsch meint, dass diese Anschauung auch mit der Rouxschen Lehre nicht unvereinbar sei, da Roux mit den „Postgenerationsmechanismen“ die Annahme machen müsse, dass doch in den inäqual geteilten Zellen noch gleiches Baumaterial vorhanden sei, wie in der befruchteten Eizelle. „Wird überhaupt mal zugegeben, dass innerhalb der sich differenzierenden oder differenzierten Zellen in irgend einer Form, wenn auch noch so versteckt, Anlagekapital der Ausgangszellen vorhanden sein kann, so ist, wie auch Benda betont hat, der Unterschied zwischen der Rouxschen und Hertwigschen Anschauung kein so grosser mehr, und es wird damit grundsätzlich die Möglichkeit metaplastischer Vorgänge zugegeben“ (pag. 225).

Seine Anschauungen über Metaplasie fasst Lubarsch so zusammen:

1. Metaplastische Übergänge können um so leichter stattfinden, je engere Verwandtschaftsbeziehungen zwischen der ursprünglichen Zellart und der metaplastisch gebildeten bestehen.

2. Auch wenn keine entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen bestehen, können metaplastische Umwandlungen eintreten, nur müssen dann besondere, im einzelnen noch nicht genügend bekannte äussere Bedingungen erfüllt sein, die an dem einen Ort häufiger, an dem anderen seltener eintreten.

3. Höhere, nur in bestimmten Organen zu Tage tretende Differenzierungen können auf metaplastischem Wege höchstens von bestimmten Zellen derselben Organe, nicht aber von anderen Zellen erreicht werden.

So ist wohl kaum daran zu denken, dass je aus einer Epidermis eine Leber- oder Nierenepithelzelle wird oder sich eine Epithelzelle der Pankreasausführungsgänge in eine Gliazelle umwandelt. Wohl aber können auch postembryonal von den Gallengangsepithelien Leberzellen, von Ependymepithelien Gliazellen gebildet werden.

4. Wo Übergänge von einer Gewebsgruppe zu einer fremden stattfinden (z. B. von Bindegewebe zu Epithel), scheinen nicht ganz spezielle Strukturen und Leistungen der neuen Gewebsart erreicht zu werden, sondern nur die allgemeinen Charaktere zur Ausbildung zu gelangen. (Lubarsch, l. c. pag. 226.)

Endlich möge auch noch die Frage von der Entstehung der Geschwülste gestreift werden.

Adami macht für den Ursprung der Geschwülste drei Möglichkeiten geltend: 1. Sie stammen ab von embryonalen Zellresten. 2. Sie können entstehen aus Mutterzellen eines undifferenziert gebliebenen, aber proliferationsfähigen Gewebes. 3. Sie werden gebildet von schon differenzierten, aber zum embryonalen Zustand zurückgekehrten („entdifferenzierten“, Ribbert) Zellen. Welche Ursache aber diese Zellen zur Proliferation und Tumorbildung veranlasst, bleibt dunkel.

Die von Bonnet aufgestellte Hypothese über die Genese der Dermoide oder Embryome der Keimdrüsen aus befruchteten Polzellen oder losgelösten Blastomeren (s. Bericht 1900, pag. 584) ist nach Katsurada von allen Hypothesen die am besten begründete und steht nicht, wie die anderen, mit unseren entwicklungsgeschichtlichen Kenntnissen in Widerspruch.

Die Entstehung der sog. weichen Naevi der Haut und die Herkunft der in ihnen enthaltenen Zellenhaufen ist, wie früher berichtet wurde, immer noch eine Streitfrage. Die Untersuchung von 16 Naevi, die Abesser unter Aschoffs Leitung in Orths Institut (Göttingen) vornahm, ergab deutlich die epitheliale Abkunft der Zellen, wie es schon 1871 Durante und neuerdings unabhängig von ihm Unna dargestellt hatte. Auch die verästelten Pigmentzellen, welche von anderen mit den mesodermalen Chromatophoren identifiziert, von Ribbert sogar als Mutterzellen aller Naevuszellen angesprochen werden, leitet Abesser von der Epidermis ab. Nachdem die veränderten Zellen losgelöst und in die Tiefe verlagert sind, behalten sie epithelähnliche Eigenschaften, erleiden also nicht, wie Kromayer will, eine sekundäre Metaplasie zu Bindegewebszellen. Die Resultate seiner Untersuchungen fasst der Verf. selber in folgende Sätze zusammen:

1. Alle pigmentierten und unpigmentierten Naevuszellen, auch die verästelten Pigmentzellen, stammen von der Epidermis ab.
2. Die Ablösung erfolgt unter Verlust der Epithelfaserung.
3. Die abgelösten Zellen behalten epithelähnliche Eigenschaften.
4. Die aus den Naevi hervorgehenden Melanome sind demnach als Naevuscarcinome aufzufassen. (Nach dem Bericht von J. Orth.)

Die öfter beobachtete Bildung von Knochen in der Lunge und der Pleura ist dagegen nach Lubarsch und Pollack als Metaplasie, nicht als Geschwulstbildung aufzufassen. Diese eigentümliche Bildung, die schon früher von Orth, Bensen und Arnsperger beobachtet wurde, hat ein Seitenstück in den Knochenbildungen,

die in der Arterienwand, im Muskelgewebe, in der Schleimhaut der Harnblase u. s. w. gefunden sind.

Zusammenfassende Besprechung.

Nachdem ich in den vorhergehenden Abschnitten das grosse Material der diesjährigen Regenerationsstudien zusammengestellt habe, gebe ich hier noch, wie in früheren Berichten, eine kurze Übersicht über das ganze Gebiet, die von grösseren Gesichtspunkten aus den Fachgenossen die Bedeutung und den Fortschritt in der Erkenntnis der Regenerationsprobleme vorführt.

Die Regenerationerscheinungen bilden eine Gruppe der morphologischen Selbstregulationen, deren die Organismen zu ihrer Existenz bedürfen. Auf diese Regulationen hatte zuerst Pflüger (1875) die Aufmerksamkeit der Biologen gelenkt, indem er in seiner „teleologischen Mechanik“ das „allgemeine Prinzip der Selbststeuerung der lebendigen Natur“ in Form bestimmter Gesetze darlegte. Nachdem dann W. Roux Ende der siebziger Jahre des vorigen Jahrhunderts seine Untersuchungen über die direkte kausale Ableitung der organischen Gestaltungen begonnen hatte, veröffentlichte er 1881 eine Theorie der morphologischen Regulationen, die er als „funktionelle Anpassungen“ bezeichnete und in einer berühmt gewordenen Monographie: „Der Kampf der Teile im Organismus“ zusammenfasste. In dieser Schrift legte er dar, dass das Vermögen der Selbstregulation auf alle organischen Hauptfunktionen ausgedehnt werden und als eine allgemeine charakteristische Grundeigenschaft der Lebewesen aufgefasst werden muss. Seine Leistungen und Anschauungen auf diesem Gebiete hat Roux in den gesammelten Abhandlungen und in einer soeben erschienenen besonderen Schrift „Über die Selbstregulation der Lebewesen“ zusammengestellt.

Auch H. Driesch hat nun in der eingangs erwähnten Monographie „Die organischen Regulationen“ als Vorbereitungen zu einer Theorie des Lebens eingehend behandelt. Diese bedeutende Schrift, die ohne Schaden für ihren Wert die Verdienste Roux mehr nach Gebühr hätte hervorheben können, soll nach des Verf. Absicht dazu beitragen, aus dem Durcheinander einzelner Kuriositäten der bisherigen biologischen Forschung eine strenge Biologie zu schaffen, zunächst ihren einen Zweig, die Regulatorik und darauf wohl auch dessen Gegenstück, die Organisatorik. Sämtliche Regulationen teilt Driesch in zwei grosse Gruppen, in die Organisations- und die Adaptationsregula-

tionen; die einen stellen die Organisation wieder, z. B. durch Regeneration, her, die anderen das gestörte Angepasstsein an die allgemeinen Existenzbedingungen, mögen sie in Faktoren der Aussenwelt oder in dem Organismus selbst angehörigen Faktoren gegeben sein. Die Regeneration einer verloren gegangenen Gliedmasse ist also eine Organisationsregulation, während die Bildung einer dickeren Cuticula bei zu starker Transpiration oder die Verwendung von Reservestoffen beim Hungern eine Adaptationsregulation ist. Die sämtlichen Erscheinungen der Regeneration fasst Driesch als Restitutionen oder Wiederherstellungsregulationen (Kap. IV) zusammen. Hier erscheint auch der von Roux als Regeneration durch „Umlagerung und Umdifferenzierung“ bezeichnete Modus der Regeneration unter dem Namen „Restitutionen durch Umdifferenzierung“. Die Analyse und die Gruppierung der Regenerationserscheinungen sind scharfsinnig durchgeführt und bilden eine wertvolle Grundlage für eine zukünftige Theorie der Regeneration.

Wenn aber viele Biologen schon von Roux Schriften kopfschüttelnd bemerken: „Zu viel Theorie und Spekulation!“, so werden sie das beim Einblick in Driesch Erörterungen noch mehr thun. Trotzdem aber hat Driesch recht, wenn er sagt, dass nicht das Haften am Einzelnen und auch nicht das Experiment allein zur Schöpfung wahrer Wissenschaft im Gebiete der Biologie führt, sondern dass zu dem Zwecke das Bedürfnis nach Abstraktion unter den Biologen eine starke Steigerung erfahren muss!

Die zusammenfassende Darstellung der Regenerationserscheinungen und -theorien von T. H. Morgan muss allen denjenigen willkommen sein, welche sich über den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse und Anschauungen unterrichten wollen. Der Verf. ist nicht nur ein sehr verdienter Experimentator auf unserem Gebiete, sondern hat sich auch im Kampfe der Ansichten seinen eigenen Standpunkt bewahrt. Er fasst den Begriff „Regeneration“ nicht so enge wie Driesch, hält die Entstehung eines ganzen Embryo aus einer isolierten Blastomere des Zweizellenstadiums für einen Regenerationsvorgang und begründet seine Hypothese, dass die Organisation der lebenden Substanz im Grunde ein System von Spannungen (tensions) ist.

Die eigenartigen, von denen aller anderen Theoretiker abweichenden Anschauungen Morgans über Regeneration treten am deutlichsten hervor in einem Aufsatz über „Regeneration am Ei, Embryo und Erwachsenen“, der im Dez. 1901 in „The American Naturalist“ veröffentlicht wurde. Er unterscheidet, wie Roux, zwei Arten der Regene-

ration. Der erste Modus kommt durch Sprossung von Zellen und darauffolgende Neubildung von Geweben und Organen zustande. Morgan nennt ihn „Epimorphosis“. Die zweite Art der Regeneration entspricht der Roux'schen Regeneration durch Umlagerung und Um-differenzierung, welche, wie Roux schon bemerkte, hauptsächlich bei Embryonen und niederen Tieren vorkommt. Morgan charakterisiert sie als Umwandlung des ganzen durch das Experiment hergestellten Stückes in einen neuen Organismus und nennt sie „Morphallaxis“. Von diesem Gesichtspunkte aus vergleicht er die Regeneration von Stücken eines erwachsenen Organismus mit der Regeneration von Teilen des Eies (Blastomeren) und hält beide Vorgänge für ähnlich oder identisch. Eine Umformung von Teilen eines erwachsenen Organismus ohne Zellsprossung in einen neuen Organismus ist, wie im vorstehenden Berichte und in früheren Berichten mitgeteilt wurde, beim Stentor (Morgan), bei Hydra (Nussbaum) bei Tubularia (II. Driesch), bei Planaria (T. H. Morgan, Bardeen) und bei anderen Wirbellosen beobachtet worden. So können auch Teile des Eies oder des Embryo nach Morgan einen ganzen Organismus erzeugen. Die Experimente am Ei zeigen, dass die Art der Furchung das Resultat einer Protoplasmastruktur ist, die in einigen Fällen nach Trennung der beiden ersten Blastomeren beibehalten und so — zunächst wenigstens — zur Bildung eines Hemiembryo (Roux) führt; in anderen Fällen aber ordnet sich das Protoplasma sofort in sich selbst zu einem neuen Ganzen, in welchem die Anordnung der Teile symmetrisch und gleich derjenigen eines ganzen Eies ist und so zur sofortigen Bildung eines ganzen Embryo von geringerer Grösse führt (pag. 954).

Nach diesen allgemeinen Erörterungen wenden wir uns jetzt zur Übersicht über die Gebiete der Regeneration.

Wenn Driesch erklärt, dass alle Analogien zwischen Regeneration und Krystallisation deshalb vollständig vage sind, weil Krystalle in jedem ihrer Raumdifferentiale gleichartig, Organismen aber gerade durchgängig verschiedenartig gestaltet sind (l. c., pag. 59) und auch T. H. Morgan den Vergleich der Regeneration mit der Krystallisation zurückweist, so sind sie dabei in Übereinstimmung mit fast allen Biologen und in der Grundanschauung auch mit dem Experimentator auf dem Gebiet der Krystallregeneration, A. Rauber. Es hat aber grosses Interesse diesen Forscher in der Schlussbetrachtung seines Werkes zu hören, in der er eine „Frage an das Leben“ richtet. Rauber

macht auf die Unterschiede der unbelebten und belebten Naturkörper aufmerksam und fährt dann fort:

„Das eine der beiden Formgebilde, der Krystall, geht unmittelbar aus seiner Mutterlauge hervor, das andere dagegen, der organisierte Körper, hat einen chemisch-physikalisch und zugleich maschinell gebauten Ausgangspunkt.

„Beide Formgebilde sind in gewissen Grenzen transmutabel; so kann z. B. der Alaun durch Erwärmen in die hexaedrische Krystallisationsform übergeführt werden.

„Beide Formgebilde sind in verschiedenem Grade reparationsfähig, wenn sie Teile verloren haben. Bei der Regeneration von Krystallen findet eine Wiederherstellung auf chemisch-physikalischer Grundlage statt; bei der Regeneration von Organismen dagegen erhebt sich die Wiederherstellung auf die zweite Stufe: sie findet statt auf der Grundlage chemisch-physikalischen und zugleich maschinellen Baues, beides ganz der Natur der beiderlei Dinge entsprechend.

„Krystall und organisierter Körper sind, äusseren Schutz vorausgesetzt, von unbegrenzter Daseinsdauer; doch hat der höher organisierte Körper einen dauernden und einen vergänglichen Teil erlangt, wovon der letztere mit dem Namen Soma, der erstere mit dem Namen Keimsubstanz bezeichnet zu werden pflegt. Der Krystall entspricht daher in Bezug auf Dauer einer unendlichen Reihe von Generationen.

„Trotz diesen Unterschieden scheint mir die Benennung belebte und unbelebte Natur eine Ungerechtigkeit zu enthalten. Beide Teile können als belebt gelten; der eine Teil befindet sich nur auf einer höheren Stufe des Lebens, der andere auf einer niedrigeren. Keineswegs sind jedoch die Leistungen der auf dieser Stufe stehenden Welt geringfügig zu nennen. Sie stellen vielmehr den Boden dar, auf dem die höhere Stufe erst sich zu erheben vermag.

„Ist mit dieser Betrachtungsweise etwas gewonnen? Es ist genug gewonnen, wenn allein nur die Gerechtigkeit beiden Reichen gegenüber befriedigt und der nichtorganisierte Teil der Natur in die ihm mit allen seinen grossen Äusserungen zukommende Lebensstufe eingefügt wurde. Aber es liegt auf der Hand, dass mit dieser Veränderung auch die Einheit der Naturbetrachtung einen Schritt vorwärts macht.“

Die interessanten Versuche Raubers über etwaige Störungen der Krystallregeneration durch Gifte sind noch nicht abgeschlossen und sollen später behandelt werden. Bemerkenswert ist aber, dass z. B. Alkohol die Regeneration der Krystalle verlangsamt!

Während neue Regenerationsvorgänge bei Pflanzen nicht bekannt geworden sind, liegen über tierische Regenerationserscheinungen um so mehr neue experimentelle Arbeiten, zum Teil von grossem theoretischen Wert, vor.

Die Versuche von Prowazek an Einzelligen ergaben im wesentlichen die Bestätigung der durch Nussbaum, Gruber, Balbiani, Hofer und Verworn ermittelten Thatsachen, dass kernlose Teilstücke zwar einige Zeit lebendig blieben und gewisse Lebenserscheinungen zeigten, aber dann untergingen, während kernhaltige Stücke das ganze Tier zu regenerieren vermochten.

Morgan prüfte die Frage, ob Teilstücke von Stentor einen neuen Organismus mit den typischen Proportionen des alten liefern können mit dem Ergebniss, dass untere Teilstücke Individuen mit zu stark entwickeltem unteren, obere mit zu starkem oberem Körperteil lieferten.

Die Entwicklung einzelner Blastomeren des Zweizellenstadiums ist von mehreren Forschern neuerdings beobachtet worden. E. Bataillon berichtet über durch solche Entwicklung entstehende Doppelbildungen bei Eiern von Petromyzon; wurden nämlich solche Eier in Salz- oder Zuckerlösungen von bestimmtem Gehalt gebracht, so lockerten sich die Blastomeren („Blastotomie“, E. Bataillon) und entwickelten sich selbständig. Spemann untersuchte die prospektive Bedeutung und die prospektive Potenz der ersten Blastomeren des Tritoneies, und Herlitzka an demselben Objekt die Entwicklung künstlich hergestellter ungleicher Teile. Es ergab sich dabei, dass der grössere Eiteil auch den grösseren Embryo lieferte.

Auf tiefgreifende Verschiedenheiten von Plasmastücken der ersten Blastomeren von denen des Eies vor der ersten Teilung weisen die Versuche Winklers hin.

Die fundamentalen Versuche von W. Roux über Halbbildungen beim Froschei und Postgeneration sind von Kurt Ziegler nachgemacht worden. Er erhielt wie fast alle Nachuntersucher Hemiembryonen, glaubt aber Roux' Angaben über Postgeneration nicht bestätigen zu können, sondern sieht in den beobachteten Vorgängen, wie O. Hertwig, nur eine gehemmte Entwicklung mit „atypischem“ Verlauf.

Wer aber, wie z. B. Kopsch, Fischel und ich selber bei der diesjährigen Anatomen-Versammlung in Halle (1902) Roux grosses Material an Präparaten über diese Dinge vorurteilslos studiert, gelangt wohl mit uns zu der Ansicht, dass Roux' Deutung richtig ist.

Zu den hier berührten Fragen der prospektiven Bedeutung erster Blastomeren des sich furchenden Eies und der von manchen Forschern angenommenen Isotropie auch des befruchteten Eies steht auch das zuerst von His aufgestellte Prinzip der organbildenden Keimbezirke in Beziehung, beziehungsweise (zur Isotropie!) in Gegensatz.

Zu diesem Prinzip nimmt His gegenwärtig folgende Stellung ein: „Soweit sich das Prinzip auf den aus Zellen bestehenden geschichteten Keim bezieht, halte ich es in seiner ursprünglichen Fassung aufrecht, da es, gleich dem Prinzip der durchgehenden Grenzmarken, eine unmittelbare Folgerung aus den zu machenden Beobachtungen ist. Soweit aber meine einstige Äusserung in ihrem Zusatzteil das ungefurchte Ei betrifft, hängt die Möglichkeit ihrer Aufrechterhaltung davon ab, ob im Eiprotoplasma, oder zwischen den daraus entstehenden Blastomeren Verschiebungen vor sich gehen oder nicht. Da, wo solche Verschiebungen vorkommen, hat man, wenigstens bei den vielzelligen Wirbeltierkeimen, auf eine übersichtliche topographische Einteilung des Keimgebietes zu verzichten, denn sobald es sich z. B. ergibt, dass nach Beginn der Furchung Blastomeren aus tiefen Lagen des Keimes in höhere emporsteigen, verlieren wir die zur örtlichen Orientierung nötigen Anhaltspunkte.

„Die experimentellen Ergebnisse von Chabry-Driesch u. a. berühren mein Prinzip auch in seinem Zusatzteile nicht, denn sie erzeugen neue Bedingungen der Entwicklung. So werden durch Trennung der ersten Blastomeren freie Flächen da geschaffen, wo normalerweise Berührungsflächen sein sollten. Da nun aber die Blastomeren von bestimmten Stufen ab den Trieb haben, sich zu zusammenhängenden Häuten aneinander zu legen, so bietet unter den Umständen die Bildung geschlossener Blasen aus den getrennten Blastomerenhaufen viel weniger Schwierigkeit des Verständnisses, als wenn sich in den bezüglichen Versuchen zwei offene Halbblasen bilden sollten“ (pag. 326).

Theoretisch beachtenswert ist nach T. H. Morgan die Angabe von Peebles, dass sehr kleine Stücke von Hydra verhältnismässig weniger Tentakel bilden, als grosse, dass also die Tentakeln, die wohl eine gewisse Grösse haben müssen, mehr Zellen brauchen als ihnen nach der Grösse des Stückes zukamen. Ähnlich fand Driesch, dass nach Wegnahme kurzer Stücke des Tubulariastammes hinter dem alten Hydranten, das ganze Stück oft in einen Hydranten, oder gar nur in einen Teil eines Hydranten umgewandelt wird. Es besteht also die Tendenz mehr zu liefern als dem Stücke zukam. So beobachtete Morgan auch bei der Proportionalentwicklung von Teilembryonen

des Seeigeleies, dass z. B. die Grösse des Urdarmes in den Halb-, Viertel- und Achtelembryonen in der Regel verhältnismässig bedeutender ist, als in den ganzen Embryonen.

Meine öfter mitgeteilte Erfahrung, dass die Art der Verletzung massgebend ist für das Regenerat, findet eine Bestätigung in einer Beobachtung von H. Driesch an Tubularia. Während sonst Originalhydranten viel mehr Tentakeln besitzen als Reparativhydranten, ist die Summe der Tentakelnzahl von Stücken, die durch Längsspaltung hergestellt wurden, grösser als die Tentakelnzahl des Einheitsstückes.

Wenn H. Przibram nach Transplantation einer Crinoidenart, die in verschiedenen scharf unterscheidbaren Farbvarietäten vorkommt, einen Einfluss der transplantierten Scheibe, die die Verdauungsorgane enthält, auf die Farbe des Regenerats nicht wahrnahm, so entspricht das Resultat demjenigen, welches Vöchting bei seinen bekannten pflanzlichen Transplantationen erhielt.

Die überraschenden Leistungen der Planaria bei Reparation experimentell gesetzter Schädigungen und Bildung neuer Körperteile nach Verletzungen wurden schon öfter in diesem Bericht vermerkt. Über die durch neue Versuche an Planaria von Morgan und Bardeen aufgedeckten Wachstumsvorgänge, die in Verbindung mit regenerativen Prozessen sich abspielen, hat H. Driesch in seinen „organischen Regulationen“ eine zusammenfassende Mitteilung gebracht, die ich hier wiedergebe.

„Die an Planaria beobachteten Erscheinungen gehören zu den wichtigsten der gesamten Restitutionslehre; hier kommen alle Arten der Restitution: Regeneration, Verlagerung, Rückbildung, Verschmelzung, Umdifferenzierung in Kombination vor. Ein gründliches Studium dieser Verhältnisse an der Hand der Originalarbeiten, zumal derjenigen von Morgan (52, 56, 57) und Bardeen (2) ist für Jeden, der tiefer einzudringen beabsichtigt, unerlässlich. Um das natürlich Vereinigte nicht allzusehr zu trennen, wollen wir an diesem Orte alle an der Restitution der Planaria beteiligten Prozesse kurz schildern und dieselben an den Orten, an die ihre Darstellung jeweils eigentlich gehörte, nur erwähnen.

„Echt regenerativ entsteht an Planariabruchstücken nur das Nervensystem, neue Darmteile, der eigentliche Kopf, das hinterste Ende des Körpers (der Schwanz) und etwa fehlende Seitenteile: in den drei letztgenannten Fällen folgen einander die Sprossung eines Anlagegewebes und echte differenzierende Ausgestaltung (Morgan, Bardeen u. A.), in den zwei ersten Fällen sind die intimeren Vorgänge noch unsicher.

„Umdifferenzierung, mit einigen Sprossungsprozessen verbunden, führt zur Neubildung des Pharynx und bewirkt es ferner, dass die unmittelbar an eine Wunde grenzenden Körperzellen sich zu Schleimzellen umgestalten, bis sie vom Epithel überwuchert sind. (Bardeen).

„Verschmelzung eines Bezirkes der beiden ursprünglichen rücklaufenden Darmhauptäste führt bei Stücken aus der hinteren Körperregion zur Bildung des neuen vorderen Darmastes (Bardeen).

„Wird ein kleines, den ursprünglichen Pharynx enthaltendes Mittelstück des Körpers zum Ausgang der Restitution gewählt, so wird dieser „zu grosse“ Pharynx total rückgebildet und durch einen neuen ersetzt (Bardeen).

„Wachstums- und Verlagerungsrestitutionen, die uns recht eigentlich in diesem Abschnitt angehen, zeigen sich in zwei Fällen: In kleinen Stücken kann ein zufällig axial liegender Darmseitenast zum Hauptdarm werden, wobei eine (mit Sprossungen verbundene) Umlagerung des übrigen Restes vom Darmsystem verknüpft ist (Bardeen).

„Ganz besonders eigenartig und von ihrem Entdecker Morgan mit dem Worte „Morphallaxis“ bezeichnet (zum Unterschied von Regeneration) sind aber diejenigen Formänderungsvorgänge an der ganzen Körpermasse des restituierenden Stückes, welche schliesslich dazu führen, dass ein kleiner Wurm typischer Proportionalität entsteht.

„Was hier vor sich geht, ist durch ein typisches Beispiel leicht geschildert: es sei eine Planaria, deren Körper normalerweise etwa fünfmal so lang wie breit ist, durch Querschnitte in eine Anzahl Teile zerlegt worden, und von diesen werde ein beliebiger Teil beobachtet, der etwa fünfmal so breit wie, in Hinsicht der ursprünglichen Achse, lang ist: aus diesem Stück formt sich ohne die Möglichkeit neuer Nahrungsaufnahme, wie gesagt, unter nur geringer Beteiligung von Sprossungsvorgängen, aber unter Wahrung der alten Hauptachse ein sehr kleiner, ganzer Wurm, der die relativen Proportionen des ursprünglichen besitzt, der also etwa fünfmal so lang wie breit ist, dessen absolute Breite aber etwa den absoluten Betrag der Länge des ursprünglichen Bruchstückes aufweist, dessen absolute Länge etwa dem absoluten Betrage der Breite desselben entspricht.

„Freilich haben da ausser den erwähnten geringfügigen Sprossungsvorgängen auch, wie erörtert, Umdifferenzierungen, Verschmelzungen etc. stattgefunden, aber was ganz vorwiegend stattfand, was für die Wiederherstellung der proportionalen Form das Allerwichtigste war, das waren Regulationen des Wachstums. Es ist in der That, um schon einmal von mir Gesagtes (17) zu wiederholen, als würde zuerst die ideale Form

des neuen kleinen Wurmcs gebildet und dann das alte Material in dieselbe gezogen.“

Während auch die „traumatische“ Regeneration in der Regel der „physiologischen“ ähnlich verläuft, finden wir nach Biedermann bei Regeneration der Schneckenschale ein anderes Verhalten, welches offenbar durch den Bau der Tiere und ihrer Schale erzwungen ist. Beim normalen Wachstum scheiden nämlich bestimmte Stellen des Mantelwulstes zunächst eine Cuticula ab, unterhalb welcher dann die Kalkablagerung beginnt, dagegen findet die Regeneration eines in einiger Entfernung vom Schalenrande ausgebrochenen Schalenstückes ohne Bildung einer echten Cuticula von den Mantelzellen aus in der Weise statt, dass zunächst ein feines Häutchen aus organischer Substanz mit eingelagerten Kalkkörperchen gebildet wird und dass darauf die Absetzung einer inneren Kalklage von ganz normaler Struktur erfolgt. Dieses „Flicken“ des Gehäuses, wie Biedermann diese Reparatur treffend nennt, ist also ein recht zweckmässiger Vorgang, obwohl er abweichend von dem Modus des physiologischen Schalenwachstums erfolgt.

Die neuen Versuche von K. Herbst, Przibram und Godelmann an Krebsen haben in mehrfacher Beziehung theoretische Bedeutung. Herbst meint, dass man die von ihm gefundene Regeneration einer Antenne an Stelle eines Auges mit G. Wolff als zweckmässige Leistung des Organismus auffassen könne, „wenn er aus irgend welchen Gründen das Auge nicht regenerieren kann“ (Formative Reize, pag. 43). Przibram beobachtete u. a., dass beim Flusskrebs manchmal nur eine Schere vorhanden ist, die aber an Masse durch Vermehrung der gleich breit gebliebenen Muskelfasern den Ausfall der anderen Extremität genau deckt und wirft die Frage auf, warum hier keine Regeneration eintritt. „Sollte es beim Flusskrebs eine Altersgrenze für diese geben, über welche hinaus noch kompensatorische Hyperplasie eintreten kann?“ Da eine solche Altersgrenze, wie Przibram citiert, für die amerikanische Schwimmkrabbe (*Callinectes rapidus*) nach Rattbun und Mitchell existiert und von mir bei den Froschlarven schon 1894, beim Hühnchen im Ei von mir und Dragendorff in diesem Jahre (1901) festgestellt worden ist, so steht der Annahme nichts im Wege.

Godelmann endlich streift bei seinen Erörterungen über die Regeneration des Tarsus bei Orthopteren die Frage der atavistischen Regeneration. Giard und Bordage glaubten in der Thatsache, dass bei pentameren Insekten so oft nur 4 Fussglieder an Stelle des abgeschnittenen fünfgliedrigen Tarsus regeneriert werden eine Bestätigung

des Fritz Müllerschen Gedankens einer „atavistischen“ Regeneration gefunden zu haben. Dagegen erhebt Godelmann Bedenken, weil er, wie auch Bordage, doch gelegentlich auch fünfgliedrige Tarsen sich regenerieren sah. Wenn man aber bei ihm liest, dass von 50 Tieren nur 7 einen fünfgliedrigen Tarsus regenerierten, so muss man darin eigentlich einen kräftigen Beweis für die Auffassung von Giard und Bordage sehen. Bei aller Anerkennung der Kritik dieser und entsprechender Angaben von K. Herbst wird man also diese Frage noch nicht als spruchreif ansehen können.

Godelmann sieht ferner in der Einrichtung des „Diaphragma“ bei *Bacillus Rossii*, die eine Autotomie begünstigt, eine Stütze für Weismanns Theorie der Regeneration als einer Anpassungserscheinung, welche Theorie andererseits von T. H. Morgan fortgesetzt bekämpft wird. (Science, 1901, pag. 235.)

Endlich sei als theoretisch wichtig die Angabe Godelmanns, dass bei *Bacillus Rossii*, der distalste Abschnitt der Beine, die Klaue, zuerst regeneriert wird, hervorgezogen. Diese Beobachtung ist schon von G. Tornier (1900) gemacht worden: Bei Regenerationsprozessen jeder Art (an Wirbeltieren) werden von den zu bildenden Hautpartien zuerst die Basalpartien, von den zugehörigen Knochengebilden zuerst die Spitzenpartien angelegt. (S. diesen Bericht, 1900, pag. 572.) Nach der Darstellung von A. Goette verläuft übrigens auch die normale Entwicklung des Gliedmassenskelets bei Amphibien in ähnlicher Weise, während Zwicks Darstellung dieser Entwicklung allerdings abweicht.

Auf die rätselhaften Correlationen zwischen Regeneration und gewissen Organen und Organveränderungen habe ich in den letzten Jahren wiederholt hingewiesen.

Höchst merkwürdig ist der Bericht Rörigs über den kausalen Zusammenhang zwischen den Verletzungen der Extremitäten und der Geweihmissbildung: Verletzung der Hinterextremität wirkt auf die Geweihhälfte der anderen Seite deformierend ein!

Hierher gehört auch die experimentelle Studie Spemanns über die Abhängigkeit der Linsenbildung vom cerebralen Teil des Auges und die Arbeiten über den Einfluss des Nervensystems auf die Regeneration, die ich oben nach den Beobachtungen von mir, R. Rubin, G. Wolff, Kirby u. a. besprochen habe. Man wird mit Driesch sagen müssen, dass das Problem der Abhängigkeit der Regeneration vom Nervensystem zur Zeit im Ganzen noch nicht spruchreif ist. (Die organischen Regulationen (pag. 66).

Das gilt wohl auch für die Superregenerationen z. B. die Polydaktylie.

G. Tornier hält es für eine allgemein gültige Regel, dass „überzählige Bildungen nur aus Wundbezirken in Folge falscher Verwendung der Regenerativkraft des Organismus“, nicht aus „Keimplasmavariationen“ entstehen. Ich selber habe mich über diesen Punkt etwas vorsichtiger ausgedrückt. (Archiv f. Entwickl.-Mechanik, I. 1894, pag. 110). Dass viele überzählige Bildungen durch Regeneration entstehen, wissen wir allerdings nach den Experimenten von Piana, Barfurth, G. Tornier, Giard u. a. sicher; ob sie alle auf diese Weise entstehen, kann zur Zeit niemand mit Sicherheit sagen.

Wie nahezu alle pathologischen Anatomen und alle Forscher, die sich eingehend mit Gewebsregeneration beschäftigt haben, spricht sich Marchand für die Spezietät der Gewebe und das Gesetz der isogenen Regeneration aus. Er sagt: „Als allgemeines Gesetz der Regeneration gilt, dass die Neubildung eines Gewebes stets nur von dem Gewebe der gleichen Art ausgeht“. (pag. 83). Einen weiteren experimentellen Beweis dafür liefert die Arbeit von Wendelstadt über Knochenregeneration, die Untersuchung von M. von Brunn über die Entzündung seröser Häute mit dem Ergebniss, dass Serosa-Deckzellen nur ihresgleichen oder kein Bindegewebe liefern und der Hauptsache nach auch die unter E. Zieglers Leitung ausgeführte Untersuchung von Fujinami über Gewebsveränderungen bei Heilung von Knochen.

Während L. Bard als Vertreter der strengeren Richtung Knorpel- und Knochenzellen für Elemente von zwar verwandten aber doch grundsätzlich verschiedener physiologischer Qualität hält, vertritt Fujinami — wohl in Übereinstimmung mit E. Ziegler — die Ansicht, dass die Möglichkeit der Metaplasie in gewissen Grenzen und unter gewissen Bedingungen gerade die „Fixité héréditaire“ für eine bestimmte Zell- und Gewebsart ist. Im übrigen teilt er die Anschauung von L. Bard, dass ausgebildete Zellen nicht in andere Zellarten übergehen. Auch die vielumstrittene Frage, ob Knorpelzellen sich in Osteoblasten oder gar in rote Blutkörperchen umzuwandeln vermögen, ist von dem japanischen Forscher gestreift, aber unentschieden gelassen worden. Wir stehen hier allerdings vor einem der schwierigsten Probleme sowohl der Regeneration als der normalen Histogenese. Aber auch hier beginnt eine schärfere Unterscheidung zwischen den einzelnen Zellarten der Bindesubstanzen, den Abkömmlingen des „Mesenchyms“, Platz zu greifen. Mit grosser Schärfe ist ganz besonders C. Rabl in der grossen Unter-

suchung über die Theorie des Mesodermos für das Prinzip von der getrennten Entstehung von Gefäß- und Bindegewebe eingetreten und W. His hat sich ihm angeschlossen. So wird sich wohl auch für die regenerative Histogenese die von mir seit langer Zeit vertretene Anschauung Bahn brechen, dass Bindegewebe nur aus Bindegewebszellen, Gefäße und Blut nur aus Elementen der Gefäße (Endothel) regenerieren.

Die Versuche über Linsenregeneration vom Irisrande bei Urodelen sind von G. Wolff fortgesetzt worden. Er hat bei den Versuchstieren die Linse von hinten her (von der Mundhöhle aus) herausgeholt, die Tiere in Rückenlage gehalten und auch hier Linsen-neubildung vom oberen Irisrande beobachtet, obgleich er seiner Lage nach der untere war. Damit ist bewiesen, dass die Schwerkraft die Neubildung nicht auslöst. Welcher Reiz sie nun hervorruft, ist zur Zeit nicht zu sagen. Da diese Frage in neueren Untersuchungen von Fr. Reinke, Schimkewitsch und A. Fischel fortgesetzt erörtert wird, werde ich im nächsten Jahre darauf zurückkommen. Es sei aber bemerkt, dass sich neuerdings das Bestreben bemerkbar macht, die rätselhafte Linsenbildung vom Irisrande auf Vererbung von einem phylogenetisch älteren Modus der Linsenbildung zurückzuführen.

Die neueren Arbeiten über Transplantation haben frühere Erfahrungen im wesentlichen bestätigt. Dass Teile von Hoden in der Bauchhöhle desselben Tieres degenerieren, während embryonale Ovarien nach Einpflanzung bei einem weiblichen Tiere derselben Species wenigstens kurze Zeit ihre Funktion beibehalten (Foa) und dass nach Transplantation von Rattenschwänzen stets ein erheblicher Untergang und eine Wiederherstellung der transplantierten Gewebe eintritt, entspricht im wesentlichen den früheren Beobachtungen Ribberts und anderer Forscher auf diesem Gebiete.

Die Metaplasiefrage hat Lubarsch neuerdings eingehend erörtert, die Entstehung der Geschwülste ist von Adami mit Annäherung an den Standpunkt von Ribbert geprüft worden, die Embryome der Keimdrüsen leitet Katsurada mit Bonnet von befruchteten Polzellen oder losgelösten Blastomeren ab und die weichen Naevi der Haut entstehen nach Abesser, der unter Aschoffs Leitung in Göttingen arbeitete, von Elementen der Epidermis.

B. Involution.

I. Involution von Zellen.

M. Nussbaum war einer der ersten Forscher, die die Aufmerksamkeit auf die Veränderungen der Zellen während ihres Lebens und auf das Absterben derselben in den Geweben lenkte. In einer neuen Untersuchung weist er die Rückbildung der Papillen in der *Conjunctiva sclerae* junger Hühnerembryonen nach. Vom Ende des sechsten Brütetages bis etwa zum dreizehnten entstehen und vergehen Papillen im Umkreise der Cornea auf und später auch in der *Conjunctiva sclerae*. Da der Gedanke nahe lag, das Auftreten dieser Papillen mit rudimentären Schuppen- oder Federbildungen in Beziehung zu bringen, so untersuchte Nussbaum die ersten Stadien der Federentwicklung zum Vergleich, kam aber zu dem Schluss, dass zwischen der Entstehung der Papillen und den ersten Anlagen der Federn ungewein wenig Ähnlichkeit besteht, da sich vor allem das Bindegewebe nicht in der Weise bei den Sklerapapillen wie bei der Bildung der Federn beteiligt. Es muss somit vorläufig unentschieden bleiben, ob die Sklerapapillen Bildungen sind, wie sie dem fertigen Individuum zukommen, oder ob es nur Andeutungen von Organen sind, welche in der Phylogenie weit zurückliegen und bei der untersuchten Klasse gar nicht zur Ausbildung gelangen. — Über den Zellenzerfall in den Papillen sowie über die normale Rückbildung zelliger Elemente bei der Linsenentwicklung hat Nussbaum folgendes beobachtet.

Schon C. Rabl hatte bei der Entwicklung der Kaninchenlinse in den Zellen, welche die Einstülpungsöffnung begrenzen, einzelne stark lichtbrechende Körnchen bemerkt, die er nicht auf den Zerfall von Kernen bezog, sondern für Zelleinlagerungen oder Zellprodukte mehr sekundärer Art hielt; das Auftreten dieser Körnchen fasste er als einen Vorgang auf, der zwar zum Untergang der Zellen führt, aber mit der von Flemming im Kaninchenovarium geschilderten Chromatolyse nicht in Zusammenhang gebracht werden könne. Nussbaum fand solche Zellen bei der Linsenentwicklung von Lachsembryonen im Linsenstiel, d. h. in dem Verbindungsstrang zwischen der noch nicht abgeschnürten Linse und dem Ektoderm und in dem Zellpropf im halbmondförmigen Spalt zwischen vorderem und hinterem Linsenepithel. Die ersten Veränderungen in diesen untergehenden Zellen gehen nach Nussbaum nicht vom Kern aus, sondern von einem Körper, der neben dem Kern gelegen ist; die Schrumpfung des Kerns und die Abnahme seines Chroma-

tins tritt erst später auf. Man könnte daran denken, dass dieser neben dem Kern gelegene Körper dem Centrosoma bzw. dem „Neben-kern“ der Hoden- und Düsenzellen entspricht; es gelang aber nicht diese Frage zu entscheiden.

Auch über Rückbildungserscheinungen an Nervenzellen liegen Beobachtungen vor.

Nach Mühlmann treten beim Menschen vom dritten Lebensjahre an in den Nervenzellen pigmentierte Fettkörnchen auf, die mit dem Alter zunehmen, sodass bei Greisen die meisten Zellen mit den Körnchen erfüllt sind. Diese Erscheinung ist nicht pathologisch, sondern eine normale Erscheinung regressiven Charakters, da sie bei Menschen jeden Alters, in gewöhnlichem Sinne vollkommen normalen, gefunden wird. Mühlmann nennt sie Fettpigmentmetamorphose und rechnet sie als nekrotisierende Atrophie zu den während des Wachstums zu beobachtenden Atrophien, zu denen auch die Nekrotisierung des Hautepithels (Verhornung), die schleimige Metamorphose des Schleimhautepithels, die Fettdegeneration des Talgdrüsenepithels, die rege Zerstörung der Eizellen bei Frauen u. s. w. gehört. Dank der hochgradigen kompensatorischen Fähigkeit des Protoplasmas der Nervenzelle übt der degenerative Vorgang zunächst keinen schädlichen Einfluss auf die Verrichtungen des Organismus aus. Erst wenn die Fettkörnchen sich sehr vermehren und die Zahl der betroffenen Zellen grösser wird, vermindert sich die Masse des aktiven Protoplasmas und damit im Zusammenhange seine kompensatorische Fähigkeit, sodass schliesslich die pathologische Seite die Oberhand gewinnt. Greift der Prozess in die Medulla oblongata stärker ein, so kommt das Leben zu Ende.

Über Zerfallsvorgänge an Ovarialeiern bei *Lacerta agilis* sagt J. A. Meyer, dass dieselben zwar etwas anders verlaufen, als bei den Eiern der Vögel und der Amphibien, aber dass sie trotzdem regressiver, nicht progressiver Natur sind. Wie bei den von Barfurth und Lau beschriebenen unbefruchteten Ovarialeiern vom Hühnchen war die scheinbare „Furchung“ unregelmässig, die Kerne fehlten, der Zerfall macht sich bald bemerkbar. Es handelt sich also auch hier um die Erscheinung, die ich (1895) als „Fragmentierung des Dotters“ bezeichnet und schon im Jahre 1886 bei der Bachforelle beobachtet und in meinen „biologischen Untersuchungen über die Bachforelle“ beschrieben habe (Archiv f. mikr. Anat., 27. Bd. 1886).

II. Involution von Organen und Körperteilen bei Metazoen.

Dass schon in Ausbildung begriffene Embryonen der Rückbildung und Resorption anheimfallen können, ist den Embryologen ebenso bekannt, wie das Auftreten ungleich entwickelter Embryonen bei Mehrfachgeburten der Menschen und der Säuger. Diese Rückbildungen gehen natürlich Hand in Hand mit Veränderungen am Uterus, bez. der Fruchtkammer. Über diese Rückbildungserscheinungen berichten Strahl und Henneberg. Sie fanden in solchen in der Entwicklung zurückgebliebenen Fruchtkammern Reste eines abgestorbenen Embryo oder auch nichts mehr, weil der Embryo zerfallen und resorbiert war. Solche Vorgänge wurden beim Maulwurf, bei Nagern und bei Raubtieren beobachtet. Interessant sind die Experimente der Verfasser, durch welche sie die Gravidität der Versuchstiere künstlich unterbrachen und Rückbildungsvorgänge in den Eikammern auslösten: In der Narkose wurden (bei Kaninchen) einzelne Fruchtkammern durch einen Stich oder Schnitt eröffnet, sodass der flüssige Inhalt ablaufen konnte. Die bemerkenswerteste Erscheinung ist stets die, dass das Placentarlabrynth einer raschen Rückbildung anheimfällt; sie ist wohl meist durch das vorherige Absterben des Fötus bedingt.

Das gelegentliche Auftreten eines rudimentären Schwanzes beim Menschen hat Harrison besprochen und einen sehr lehrreichen Fall makroskopisch und mikroskopisch untersucht. Besonders interessant ist das Auftreten des Rückenmarksendes als eines Epithelkanals und der Chorda dorsalis, wie es Rosenberg, Braun, Barfurth und V. Schmidt im „Chordastäbchen“ bei Wirbeltieren beschrieben haben.

Bolk fand bei einem 77jährigen Manne eine Wirbelsäule mit nur 6 Halswirbeln. Zur Erklärung dieser Abnormität prüft er zwei Möglichkeiten: eine Exkolation eines Wirbels aus der Reihe, oder eine Assimilation des ersten Wirbels während der Ontogenese an der Schädelbasis. Er entscheidet sich für die letztere Erklärung, weil nach seiner Ansicht ein Einverleibungsprozess des ersten Segmentes am Kopf im Fluss begriffen ist.

Die Rückbildungen im Bereich des Visceralskelets (Kiemenbogen und Kiemenspalten) bilden ein wichtiges Kapitel der Ontogenese, haben aber auch für die Involution Bedeutung. Maurers Untersuchungen über die Thymus der Teleostier zeigten, dass die Kiemenspalten dieser echten Kiemenatmer doch nicht allein im Dienste der Atmung stehen, sondern dass das Epithel der 2.—6. Kiementasche auch die Anlagen für die Thymus liefern. Eine Beteiligung des Ekto-

derms findet hierbei nach Peter nicht statt, sondern hier, wie überall geht die Anlage einer Schlundtasche und ihrer Abkömmlinge allein vom Endoderm aus. Die Zahl der Kiementaschen beträgt nach der Zusammenstellung von Peter (pag. 749) bei Teleostiern, Anuren, Urodelen und Lacertiliern 6, bei Selachiern (*Acanthias*) 7, den Vögeln und Säugern 5.

Über die Rückbildungen der Kiemenbogen bei Amphibien und Reptilien bemerkt Kallius in seiner gross angelegten sorgfältigen Untersuchung über die Entwicklung der Zunge, dass verhältnismässig lange wohlentwickelt und deutlich bleiben die 2. und 3. Bogen, während die 4. weniger schnell, die 5. sehr schnell reduziert werden, ja fast vollständig verschwinden; die 6. Bogen jedoch nehmen an Grösse zu, um als Arytänoidwülste den Kehlkopfeingang zu begrenzen. Über die Entstehung der Zunge sagt Kallius: der hintere Teil der Zunge wird sicher von den medianen Teilen der 2. und von einem Teil der 3. Schlundbogen gebildet; der bei weitem grössere vordere Teil der Zunge wird unmittelbar angrenzend an die schon erörterten von sämtlichen Abschnitten des *Tuberculum impar* und von den sich an dessen Umbildungen anschliessenden „seitlichen Zungenwülsten“ (Kallius), die als abgegliederte dorsale, also in die Mundhöhle schauende Teile des 1. Schlundbogens aufzufassen sind, geliefert.

Die Auffassung von Kallius hat eine Stütze gefunden in dem Befund an der Zunge bei *Agnathia*, worüber Kuse Mitteilungen macht. Zur Prüfung der Angabe v. Winkels, dass bei der sog. *Agnathia* der Unterkiefer gar nicht völlig fehle, sondern nur rudimentär gebildet sei, veranlasste Orth Dr. Kuse, die im Göttinger pathologischen Institut vorhandenen Exemplare von Agnathen (4 von Menschen, 1 vom Lamm) genau zu untersuchen. „Bei den vier menschlichen Missbildungen wurden in Übereinstimmung mit den Angaben v. Winkels Reste der Unterkiefer gefunden, wenn auch teilweise nur solche von minimaler Grösse, dagegen fehlte jede Spur der Unterkiefer in unserem sowie in vier weiteren Fällen von *Agnathia* beim Lamme aus der anatomischen Sammlung. Neben der Verkümmerng des Unterkieferbogens wurde bei zwei menschlichen Agnathen auch eine solche des Hyoidbogens gefunden. Bei beiden war eine sackartige Erweiterung des Pharynx vorhanden, wie sie auch bei dem Lamme trotz guter Ausbildung des Hyoidbogens bestand, ein Beweis, dass dieselbe unabhängig von der Entwicklung oder Nichtentwicklung des Hyoidbogens zustande gekommen ist. Die Copula des Zungenbeines, die grossen Zungenbeinhörner, der Kehlkopf waren in allen Fällen wohlgebildet, dagegen

fanden sich zahlreiche andere Missbildungen innerer Organe, besonders der Herzanlage, welche auf eine sehr frühzeitige Störung der Entwicklung hindeuten, sodass auch die auffälligen Befunde an den Kiemenbogen entgegen von Winkels Annahme, gleichfalls als das Resultat sehr weit zurückliegender Entwicklungshemmung erklärt werden müssen.“

In allen Fällen mit wohlausgebildeten Hyoidbogen war auch eine Zungenanlage vorhanden, z. T. in flacher Ausbreitung (Lamm), z. T. als Zunge geformt (Mensch). Diese Zungenanlage, deren genaueres Verhalten durch Aschoff festgestellt wurde, erwies sich so zusammen gesetzt, dass man annehmen muss, es handle sich bei ihr nur um die hinteren Zungenabschnitte (Tuberculum impar und seine Seitenäste) während die vorderen Abschnitte (Gebiet der Unterkieferwülste) fehlten. Es bestand also eine Verkümmernng der Unterkieferbogen nebst ihren Wülsten, und somit liefern diese Missbildungen eine Bestätigung der Kalliusschen Angaben, dass der vordere und Hauptteil des Zungenkörpers bei Mensch und Schaf von den Unterkieferwülsten, der hintere Teil vom Tuberculum impar und seinen seitlichen Fortsätzen, auf denen beim Schaf die Papillae circumvallatae entstehen, gebildet wird. In den Fällen mit verkümmertem Hyoidbogen konnten Anlagen des hinteren Abschnittes nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden. Die Schilddrüse kann selbst bei den höheren Graden der Missbildung zur normalen Entwicklung kommen. (Nach dem Bericht von Orth).

Die Bildung, Umbildung und Rückbildung des Kiemenapparats der Fische schildert Goette zusammenfassend folgendermassen:

1. Die ersten Anlagen des Kiemenapparates sind bei allen Fischen dieselben, nämlich die entodermalen Kiementaschen mit den zwischenliegenden Kiemenbogen und den sie stützenden absteigenden Skeletspangen. Als Stammgefässe der Kiemenbogen sind ebenfalls überall Aortenbogen vorhanden, die jedoch nicht sämtlich homolog sind (s. u.).

2. Zuerst entstanden Darmkiemen in den Kiementaschen (Enterobranchier), erhielten sich aber nur bei den Cyklostomen und bildeten sich bei den übrigen uns bekannten Fischen nebst den ganzen Taschen zurück, um durch die an der Anderseite der Kiemenbogen neugebildeten Hautkiemen ersetzt zu werden (Dermatobranchier). Darmkiemen und Hautkiemen sind also nur analoge, nicht homologe Bildungen. Spritzlochkieme und Pseudobranchie sind Rudimente einer Darmkieme der ersten Kiementasche.

3. Die inneren Aortenbogen der Enterobranchier haben sich als Kiemenarterien ausser bei den Cyklostomen noch erhalten in den Kieferbogen mit rudimentären Darmkiemen aller Fische, ferner in den Hyoid-

und Kiemenbogen der Selachier, in denselben Visceralbogen der Teleostomen wurden sie durch neue und venös werdende Aortenbogen (Kiemenvenen) ersetzt, die bereits während des Kiemenwechsels entstanden. Zu den Aortenbogen der Selachier gesellen sich proximale Kiemenvenen, zu den Aortenbogen der Teleostomen distale Kiemenarterien.

4. Die Schutzvorrichtungen für die Hautkiemen bestehen in plattenförmigen Auswüchsen der Aortenseite der Hyoid- und Kiemenbogen, die teils als Septen die mit ihnen verwachsenen Kiemen tragen und teils als freie Kiemendeckel über sie hinaufragen. Die Kiemendeckel der meisten recenten Selachier verbinden sich zu den Kiemensäcken, die jedoch den bekannten älteren Selachiern (*Chlamydoselachus*, *Pleuracanthus*) fehlen, daher relativ junge Bildungen sind und mit den Kiementaschen der Cyklostomen nichts gemein haben. — Die Teleostomen besitzen nur grobe hyoidale Kiemendeckel, an den Kiemenbogen aber nicht einmal Septen; ihre angeblichen rudimentären Septen sind nur unmittelbare Verwachsungen der Kiemenblättchen und keineswegs von den Kiemensäcken der Selachier abzuleiten.

5. Nach den Befunden der Kiemenbildung sind die Cyklostomen die Vertreter des ältesten Typus der Fische, nämlich der Enterobranchier; die von letzterem abstammenden Dermatobranchier divergierten von Anfang an mindestens in den zwei Richtungen, die zu den gegenwärtigen Selachiern und den Teleostomen führten.

6. Im Kiemendarm der Ammocöten findet sich ein weiteres Zeugnis für das angegebene hohe Alter der Cyklostomen. Denn unter allen Fischen haben nur die Ammocöten die rinnenförmige Anlage der Schilddrüse, ihre Verbindung mit seitlichen Wimperrinnen und ihre Funktion, die mikroskopischen Nahrungsteilchen in einen Schleimballen einzubetten (pag. 542), also die unverkennbaren Merkmale einer echten Hypobranchialrinne der Tunicaten und Leptocardier beibehalten.

Über rudimentäre Augen berichtet H. Virchow zusammenfassend folgendes: „Hinsichtlich der rudimentären Augenformen hat man ähnliche Erfahrung gemacht. Sie zeigen wohl in gewissen Zügen ein Stehenbleiben auf primitiven Stufen, aber dies ist nicht Stehenbleiben des Auges im ganzen auf einer früheren Stufe der Stammesentwicklung; vielmehr müssen wir an solchen Augen drei Gruppen von Erscheinungen, drei Reihen von Vorgängern unterscheiden: 1. ein Stehenbleiben auf früherer Stufe der Entwicklung bei einigen Teilen, während andere in der Entwicklung weiter-schreiten; 2. ein ontogenetisches Zurücksinken einiger Teile, die bereits eine höhere Ausbildung erlangt hatten, auf eine niedrigere

Stufe; 3. Neuformationen atypischer Art, stärkere Wucherung gewisser Bestandteile auf Kosten anderer. Also mit anderen Worten: wir haben bei den sogenannten „rudimentären Augen“ Hemmungsbildung, Rückbildung und progressive, aber atypische Bildung zu unterscheiden, und auch hier wieder muss der theoretischen Verwertung der Befunde eine genaue Analyse vorausgeschickt werden, die meistens weit schwieriger ist, als die Untersuchung eines besser entwickelten Auges“.

Als Rückbildungshemmung kann man das anormale Persistieren von Organen bezeichnen, die normalerweise der Involution unterliegen, z. B. der Thymus.

E. Fischer fand eine persistierende Thymus bei einem 30jährigen Manne, welche den typischen Bau der Kinderthymus zeigte. Das lymphatische Gewebe war nur durch wenige Züge von Fett- und Bindegewebe durchsetzt, allenthalben fanden sich die konzentrischen Thymuskörperchen.

XI.
V. Bericht
über die
anatomische, histologische und embryologische Litteratur Russlands.
(1900—1902.)

Von
L. Stieda, Königsberg i. Pr.

Hiermit übergebe ich den Lesern der Ergebnisse den fünften Bericht über die Arbeiten, die in Russland seit dem Erscheinen des vierten Berichtes (Ergebnisse, Bd. IX, Wiesbaden 1900) veröffentlicht sind. — Freilich muss ich hier einschränkend bekennen, ich liefere nur einen Bericht über diejenigen Arbeiten, die mir zugänglich waren. Es erscheinen in Russland viele Zeitschriften, von denen ich nur die Titel kenne — es sind daher in meinem Bericht nur diejenigen Arbeiten berücksichtigt, die mir von den Autoren freundlichst zugeschickt wurden.

Allen diesen Kollegen, die durch Übersendung ihrer Abhandlungen das Zustandekommen dieses Berichtes ermöglichen, sei an dieser Stelle gedankt. — Insbesondere danke ich der St. Petersburger Naturforscher-Gesellschaft, der Moskauer Naturforscher-Gesellschaft, ferner den Herren Prof. Leshaff-St. Petersburg, Prof. Krüger-Tomsk, Prof. Mitrophanow-Warschau, Prof. Popow-Charkow u. a.

L i t t e r a t u r.

I. Geschichte der Anatomie. Biographisches.

1. Vanotti, Ludwig, Der erste Professor der Anatomie an der K. Universität zu Charkow. (Materialien zur Geschichte der Charkower Universität.) Von Prof.

- M. A. Popow. Charkow 1900. 29 pag. 8°. (Separatabzug aus den Schriften der K. Universität zu Charkow. 1900. Lief. 3.)
2. Pitra, Professor Dr. Albert, (Materialien zur Geschichte der Charkower Universität. Von Prof. M. A. Popow.) Charkow 1902. 35 pag. 8°. Mit einem Bildnis Pitras.
 3. M. A. Popow, Die Prosektoren und Prosektor-Gehülfen des anatomischen Instituts der K. Universität zu Charkow, seit der Zeit der Gründung der Universität bis zur Gegenwart. (Materialien zur Geschichte der Charkower Universität, insbesondere zur Geschichte der Lehrkanzel der normalen Anatomie. Charkow 1900. 197 pag. Mit Plänen und Porträts.
 4. Tschaussow, M. D., Die Lehrkanzel der normalen Anatomie in Warschau. 7 Seiten. Sonderabzug aus der Zeitschrift *Wratsch — der Arzt*. 1901. Nr. 44.
 5. A. W. Ingenizky, Nekrolog, verfasst von N. A. Cholodkowsky. (Arb. der K. Ges. der Naturforscher in St. Petersburg, Bd. XXXI, Lief. 1. Sitzungsbericht Nr. 5. Sept. 1900. pag. 204.)
 6. Dr. Johannes Klinge, Nekrolog von Tanfiljew. (Arbeiten der St. Petersburger Gesellschaft der Naturforscher. Bd. XIII. Lief. 2. Sitzungsberichte 1902. Nr. 2. pag. 44—51.)
 7. S. J. Korschinsky, Nekrolog, verfasst von Faminzin. (Arb. der K. Ges. der Naturforscher in St. Petersburg, Bd. XXXI. Lief. 1. Sitzungsberichte 1900. Dezember. Nr. 8. pag. 357—364.)
 8. A. O. Kowalewski, Nekrolog, verfasst von S. Metelnikow. (Arbeiten des St. Petersburger Biolog. Laboratoriums. 1901. Bd. V. Lief. 3. pag. 3—8.)
 9. E. E. Lindemann, Nekrolog, verfasst von Ch. Gobi. (Arb. der K. Ges. der Naturf. in St. Petersburg. Band XXXI. Lief. 1. Sitzungsberichte Nr. 5. Sept. 1900. pag. 224—227.)
 10. K. Fr. Meinshausen, Ein Nachruf von Dr. J. Klinge. (Arbeiten der K. Gesellsch. der Naturforscher in St. Petersburg. Bd. XXXI. Lief. 1. Sitzungsprotokolle 1900. Januar. Nr. 1. pag. 1—7.)
 11. J. W. Muschketow, Erinnerungsrede, gehalten von J. P. Dolbnjā in einer gemeinschaftlichen Sitzung von Lehrern und Zuhörern des Berg-Instituts. (Arb. des St. Petersburger Biol. Instituts. 1901. Bd. V. Lief. 4. pag. 18—22.)
 12. Z. M. Sibirjakow, Nekrolog, verfasst von P. Leshaft. (Arbeiten des St. Petersburger Biolog. Laboratoriums. Bd. V. Lief. 3. pag. 9—12.)
 13. P. Leshaft, Über die Erfolge der Biologie im XIX. Jahrhundert. (Arbeiten des St. Petersburger Biolog. Laboratoriums. Bd. IV. 1900. pag. 44—65.)

II. Anatomische Institute. Anatomische Technik.

14. Wwedensky, Ant., Beschreibung einiger anatomischen Institute in Russland, Deutschland und der Schweiz, und einige Worte über den praktischen Unterricht in der Anatomie und operativen Chirurgie an ausländischen (d. h. nichtrussischen) Universitäten. Tomsk 1901. 112 pag.
15. Stephanin, T., Kiew, Die Lernsammlungen bei der Lehrkanzel der deskriptiven Anatomie des Menschen, an der Wladimir-Universität zu Kiew 1901. 18 pag. (Sonderabzug aus den Nachrichten der Wladimir-Universität zu Kiew. 1902.)
16. A. Krassuskaja, Die Technik der Korrosions-Präparate. (Arbeiten des St. Petersburger Biolog. Laboratoriums. Bd. V. 1901. Lief. 1. pag. 33—60.)
17. K. St. Hilaire, Konservator des anatomisch-histol. Kabinetts der k. Universität zu St. Petersburg. Bericht über eine Abkommandierung zu wissenschaftlichen Zwecken. Arb. ausgef. im Laboratorium des St. Petersburger zootom. Kabinetts der Universität. Nr. 10. St. Petersburg. 1900. pag. 159—175. (Arb. der St. Petersburger Nat.-Ges. Bd. XXIX. Lief. 4.)

18. Nachrichten des St. Petersburger Biologischen Laboratoriums.
Bd. III. Lief. 3 u. 4. St. Petersburg 1900.
Bd. IV. Lief. 1—4. St. Petersburg 1900—1901.
• Bd. V. Lief. 1—4. St. Petersburg 1901—1902.

III. a) u. b) Osteologie und Syndesmologie. Myologie.

19. G. A. Adolphi, Prosektor am anat. Institut zu Dorpat. Über die Beziehungen zwischen der Existenz der sog. Halsrippen und gewisser Form-Veränderungen am unteren Ende des Brustkorbes beim Menschen. 15 pag. mit 2 Abbildungen im Text. (Sonderabdruck aus der Zeitung Wratsch. 1900. Nr. 45.)
20. R. L. Weinberg-Dorpat, Die neuesten Ergebnisse auf dem Gebiete des Knochensystems in anthropologischer Beziehung. Moskau 1901. 34 pag., mit Figuren im Text. (Sonderabdruck aus dem Russischen Anthropologischen Journal. Jahrgang 1901. Nr. 2.)
21. Tschugunow, S. M., Ossiculum s. processus Kerkringii. Tomsk 1900. 34 pag. mit 2 Tafeln und Abbildungen. (Sonderabzug aus: Nachrichten der Universität zu Tomsk.)

III. c), d) u. e) Splanchnologie.

22. P. Leshaft, Allgemeine Anatomie der Organe des vegetativen Lebens. (Fortsetzung.) Arbeiten des St. Petersburger biolog. Laboratoriums. Bd. IV. 1900. Lief. 3. pag. 12—44. Bd. V, 1900. Lief. 3. pag. 73—97. Lief. 4. pag. 28—66.)
23. N. W. Altuchow, Die Anatomie der Zähne des Menschen. Mit einem Vorwort von Prof. Sernow. Moskau 1900. 120 pag., mit 75 Figuren im Text.
24. S. Tschassownikow, Über den Bau und die funktionellen Veränderungen der Zellen der Bauchspeicheldrüse. Warschau 1900. 118 pag. 8°. Mit 2 kolorierten Tafeln. (Aus dem histologischen Laboratorium der Warschauer Universität. Inaugural-Dissertation.)

Ein Referat der Arbeit findet sich im Physiologiste Russe, Vol. II. Nr. 31—35. pag. 222—223. 1901.

25. L. W. Sobolow, Zur Morphologie des Pankreas nach Unterbindung seines Ausführungsganges, bei Diabetes und einigen anderen Bedingungen. St. Petersburg 1901. Dissertation.

(Diese Arbeit ist mir nicht zugegangen, daher ist der Titel vielleicht nicht genau wiedergegeben.)

26. A. J. Mankowsky, Zur Mikrophysiologie der Bauchspeicheldrüse: die Bedeutung der Langerhans'schen Inseln. Kiew 1900. 169 pag. 4°. Mit 2 chromolithogr. Tafeln und 1 Tafel Photogramm. (Aus dem Laboratorium für Allgemeine Pathologie an der Wladimir-Universität zu Kiew. Doktor-Dissertation der med. Fakultät, abgedruckt in den Universitäts-Nachrichten. Kiew 1900.)
27. Kulagin, N. M., Über den Bau des Magens bei der Fledermaus (*Vesperugo abramus*) und bei der Zieselmaus (*Spermophilus citullus*) und über das Blut bei den letzteren während des Winterschlafes. Le Physiologiste Russe, Vol. I, 1898 bis 1899. Moscou. pag. 95—132. (Auch in den Annales de l'Institut agronomique de Moscou.)
28. M. S. Mühlmann. Die Grösse der Lungen und des Darms des Menschen. 6 pag. St. Petersburg 1900. (Sonderabdruck aus dem Russischen Archiv für Pathologie, Klinische Medizin und Bakteriologie. Jahrgang 1900.)
29. N. N. Tschaganaksky, Ueber den anatomisch-histologischen Bau der Schleimhaut der Oberkieferhöhle (Sinus maxillaris) bei Säugetieren. (Arb. d. K. Ges. der Naturforscher in St. Petersburg. Bd. XXXI. Lief. 1. Sitzungsprotokolle 1900. März. Nr. 3. pag. 142—152. Deutscher Auszug pag. 153—154.)

30. D. J. Deinika, Einige Beiträge zum Bau der Schwimmblase der Fische. (Arbeiten der K. Gesellsch. der Naturf. in St. Petersburg. Bd. XXXII. Lief. 1. Nr. 6. Oktober. Sitzungsberichte St. Petersburg 1901—02. pag. 253—260; französ. Auszug pag. 278.)

IV. Haut (Haare). Sinnesorgane.

31. Minakow, Peter, Die Haare in gerichtl.-medizinischer Bedeutung. Moskau 1894. 136 pag. mit 9 Tafeln. Abbildungen. Doktor-Dissertation der med. Fakultät der Moskauer Universität.
32. P. A. Minakow, Neues in betreff der Untersuchung von Haaren, die von Mummien oder von Leichen aus alten Gräbern stammen. (Arbeiten der anthropol. Abteilung der K. Gesellschaft der Freunde der Anthropologie bei der Universität Moskau. Bd. XIX. Moskau 1899. pag. 29—36, mit einer kolor. Tafel.)
33. P. A. Minakow, Über die Farbe und die Form der Haare aus den Kurganen des centralen Russlands. (Arbeiten der anthrop. Abteilung der K. Gesellschaft der Freunde der Anthropologie bei der Universität Moskau. Bd. XIX. Moskau 1899. pag. 223—225.)
34. P. Ksunin, Zur Frage nach den Endigungen der Nerven in den Spür- oder Sinushaaren. (Russisches Archiv für Pathologie, Medizin und Bakteriologie, herausgeg. von Prof. Podwyssozky. 1899.)
Mir nicht zugänglich gewesen.
35. M. P. Ksunin (Ksunine) in Tomsk, Le tissu élastique du follicule du poil sinueux et les vaisseaux sanguins de sa papille. (Le Physiologiste Russe. Vol. II. Moscou 1901. Avril. pag. 213—214.)
36. D. Tretjakow, Zur Frage nach den Nerven der Haare. (Arb. der K. Ges. der Naturforscher in St. Petersburg. Bd. XXXI. Lief. 1. Sitzungsbericht 1900. Dezember. Nr. 8. pag. 371—377. Deutscher Auszug pag. 391.)
37. P. M. Ostroumow, Über die Nerven-Endigungen an den Haaren der Tiere. Kasan 1900. 61 pag. 80. Mit einer Figuren-Tafel. (Aus dem histologischen Laboratorium der K. Universität zu Kasan.)
38. P. A. Minakow, Über abnorme Behaarung. (Bei Gelegenheit der Demonstration des sogenannten Löwenknaben Stefan. Arbeiten der K. Gesellschaft der Freunde der Anthropologie bei der Universität Moskau. Bd. XIX. Moskau 1899. pag. 223—225.)
39. W. M. Schimkewitsch, Über einen Fall von Heteropie der Haare. Mit einer Tafel. (Arbeiten aus dem Laboratorium des zoolog. und zootom. Kabinets der K. Universität zu St. Petersburg. Nr. 11. 1900. pag. 21—34. Auch unter dem Titel: Arbeiten der K. Gesellsch. der Naturforscher in St. Petersburg. Bd. XXX. Lief. 4.)
40. W. M. Schimkewitsch, Ein Fall von Heteropie von Haaren bei Menschen. Arbeiten der St. Petersburger Gesellschaft der Naturforscher. Vol. XXXIII. Lief. 1. Sitzungsbericht 1902. Nr. 1. pag. 21. Deutscher Auszug pag. 30.)
41. Tischutkin, N., St. Petersburg. Über die faserige Struktur der epithelialen Schichten der Haut und die Verhornung des Epithels. Mit einer Tafel Abbildungen. 32 pag. St. Petersburg. Nachrichten der K. Mil. med. Akademie 1901. Nr. 2.
(Mir nicht zugegangen — ein Referat im Physiologiste Russe 1901. Nr. 31—35. pag. 224—226.)
42. A. Leontowitsch, Neue Thatsachen über die Hautempfindung. 1. Teil. Neue Thatsachen in betreff der Innervation der Haut des Menschen. (Aus dem physiologischen Laboratorium des Prof. J. J. Tschirjew. Wladimir-Universität zu Kiew.) St. Petersburg, 1900. 124 pag. 40. Mit 4 kolorierten Tafeln. Doktor-Dissertation. (Mémoires de l'Académie Impériale des sciences de St. Petersburg. VIII^{me} Série, Classe physico-mathématique. Vol. IX. Nr. 9.)

In deutscher Sprache erschienen unter dem Titel: Die Innervation der menschlichen Haut, in der Internationalen Monatsschrift für Anatomie und Physiologie, 1901. Bd. XVIII. Heft 4 und 6. 169 pag. Mit 6 Tafeln.

43. N. L. Justow, Zur Frage nach der Farbe des Tapetum lucidum im Hundeauge. Eine ophthalmologische und histologische Untersuchung. Warschau 1902. 46 pag. mit 2 Tafeln. (Dissertation zur Erwerbung des Grades eines Magisters der Veterinär-Medizin.)
44. W. W. Worobjew, Das äussere Ohr des Menschen. Moskau 1901. 208 pag. 40. Mit vielen Tabellen und Abbildungen im Text. (Arbeiten der anthropolog. Abteilung der K. Gesellschaft der Freunde der Anthropologie bei der Universität Moskau. Bd. XX.)
45. W. W. Worobjew, Das äussere Ohr des Menschen. Mit Abbildungen im Text. (Russisches anthropologisches Journal, herausgegeben von der anthropolog. Abth. der K. Gesellschaft der Freunde der Anthropologie u. s. w. II. Jahrgang 1901. Moskau. Heft 3 u. 4. pag. 46—107.)

V. Nervensystem. (Rückenmark. Nervenendigungen.)

46. Ant. Ponjatowsky, jüngerer Arzt am Marien-Hospital zu Nikolajew. Über die Möglichkeit, den Verlauf der sensorischen Neuronen am Rückenmark Amputierter zu studieren. (Aus den wissenschaftlichen Diskussionen im Marien-Hospital zu Nikolajew. 48 pag. 8°. (Separatabdruck aus ?.)
47. M. D. Mühlmann, Über die Veränderung der Nervenzellen des Menschen in den verschiedenen Lebensaltern. 40 pag. Odessa 1901. Mit 2 lithographierten Zeichnungen und 7 Photographien auf 3 Tafeln.
48. A. S. Dogiel, Die Technik der Färbung des Nervensystems mit Methylenblau. St. Petersburg 1902. 48 pag. 8°.
49. A. W. Rachmanow, Über die Endigungen der Nerven in den Blutgefässen. (Arb. der K. Ges. der Naturf. in St. Petersburg. Bd. XXXII. Lief. 1. Sitzungsprot. 1901. März Nr. 3. pag. 96—99. Französ. pag. 137.
50. A. P. Moskowetin, Über die Nerven der Eierstöcke. Mit 1 Tafel. (Arbeiten der K. Gesellsch. der Naturforscher in St. Petersburg. Bd. XXXI. Lief. 2. Sektion für Zoologie und Physiologie. St. Petersburg 1901. pag. 1—42.)
Ist bereits 1899 als Dissertation der milit.-mediz. Akademie, Lehrjahr 1899/1900. Nr. 11, erschienen; man vergleiche das Referat im vorigen Litt.-Bericht unter Nr. 94. (Ergebnisse der Anatomie, IX. Bd. 1899, pag. 637—640.)
51. K. A. Kitmanow, Über die Nerven-Endigungen in den Lymphdrüsen der Säugetiere. Tomsk 1901. 29 pag. Mit 3 Tafeln Abbildungen. Doktor-Dissertation der med. Fakultät in Tomsk. (Ein Auszug in: le Physiologiste Russe. 1901. Nr. 31 bis 35. pag. 226—227.)
52. A. Nemilow, Zur Frage nach den Nerven des Darmkanals bei den Amphibien. Mit 3 Tafeln. (Arb. der K. Ges. der Naturforscher in St. Petersburg. Bd. XXXII. Lief. 2. St. Petersburg 1902. pag. 59—96. Russischer Auszug pag. 89—96.)
53. J. J. Koslowaskj, Zur Frage nach den Nerven der Speiseröhre bei Säugetieren. Mit 3 Tafeln. (Arb. der K. Ges. der Naturforscher in St. Petersburg. Bd. XXXII. Lief. 2. St. Petersburg 1902. pag. 1—57. Deutscher Auszug pag. 51—57.)
54. W. Nedzwiedski, Grundfragen der Anatomie und Physiologie des Nervus vagus. Mit 10 Fig. Le Physiol. Russe. Vol. I. Moskau 1886—1899. pag. 18—28.

VI. Allgemeine Histologie. Lehre von den Zellen.

55. K. St. Hilaire, Konservator des anatomisch-histologischen Kabinetts der K. Universität zu St. Petersburg. Zehn praktische Beschäftigungen auf dem Gebiet der Histologie für Anfänger. St. Petersburg 1900. 62 pag. Mit zahlreichen Abbildungen.

56. P. Argutinsky-Kasan, Eine einfache und zuverlässige Methode, Celloidinserien mit Wasser (resp. verdünntem Alkohol) und Eiweiss aufzukleben. (*Le Physiologiste Russe*, Vol. II. Moscou 1900. pag. 15—18.)
57. Rudnew, W., Einige Thatsachen zur Frage über die genetischen Beziehungen zwischen Amitose und Mitose, mit 16 Fig. (*Le physiologiste Russe*, Vol. I, 1898 bis 1899. Moscou. pag. 129—143.)
58. A. Nemilow, Zur Frage nach der amitotischen Teilung der Epithelzellen. (*Arbeiten der K. Gesellsch. der Naturf. zu St. Petersburg*. Bd. XXXII. Lief. 1. Nr. 6. Oktober. Sitzungsberichte St. Petersburg 1901—02. pag. 241—250. Deutscher Auszug, pag. 276.)
59. W. F. Nedelsky, Zur Frage nach der amitotischen Zellenteilung in pathologischen Neubildungen, besonders in Sarkomen und Carcinomen. Kiew 1900. 68 pag. 8°. Mit 2 kolorierten Tafeln.
(Doktor-Dissertation der mediz. Fakultät zu Kiew.)
60. W. Schimkewitsch, Über direkte Zellenteilung unter künstlichen Bedingungen. (*Arbeiten der St. Petersburger Gesellschaft der Naturf.* Bd. XXXIII. Lief. 2. Sitzungsber. 1902. Nr. 2. pag. 65—67. Deutscher Auszug.)
61. C. Saint-Hilaire, Zur Kenntnis der Phagocytose. (*Arb. der K. Ges. der Naturf. in St. Petersburg*. Bd. XXXII. Lief. 1. Sitzungsprot. 1901. März Nr. 3. pag. 99 bis 102. Deutsch pag. 187/8.)
62. Melnikow-Raswedenkow, N., Histologische Untersuchungen über das elastische Gewebe in normalen und pathologisch veränderten Organen. Mit Abbildungen. *Medizinische Rundschau*. Moskau 1899. November. (Auch deutsch erschienen unter dem gleichen Titel in den Beiträgen zur pathologischen Anatomie und zur allgemeinen Pathologie, herausgegeben von E. Ziegler. Bd. XXVI. Januar 1900.)
63. Gardner, M., De l'histogenie du tissu élastique (avec 2 pl.) *Le physiologiste Russe*, herausg. von Leon Morechowitz. Vol. I. Moscou 1898—99. pag. 3—14. cf. IV. Bericht im IX Bd. Wiesbaden 1900. Nr. 116—117.

VII. Embryologisches. (Missbildungen.)

64. K. Derjugin, Beobachtungen über die ersten Entwicklungstadien der Eier von *Perca fluviatilis* unter normalen und künstlichen Bedingungen. (*Arb. der K. Ges. der Naturforscher in St. Petersburg*. Bd. XXXII. Lief. 1. Sitzungsbericht 1901. März Nr. 3. pag. 76—83. Deutsch pag. 125—181.)
65. K. Derjugin, Einige Stadien der Entwicklung von *Lophius piscatorius*. (*Acanthopterygii fm. Pediculati*.) St. Petersburg 1902. 64 pag. 8°. Mit einer Tafel und 5 Figuren im Text. (Sonderabdruck aus den Arbeiten der K. Gesellsch. der Naturforscher in St. Petersburg. Bd. XXXIII. Heft 4.)
66. N. K. Kolzow, Privatdocent an der Universität Moskau. Die Entwicklung des Kopfes der Neunaugen. Ein Beitrag zur Lehre von der Metamerie des Kopfes der Wirbeltiere. Moskau 1901. 395 pag. Mit 7 lithographierten Tafeln und 3 Zeichnungen im Text. (Aus den gelehrten Schriften der Moskauer Universität, naturgeschichtliche Abteilung. XVI. Lieferung.)
67. P. J. Mitrophanow, Vergleichende Thatsachen in Betreff der ersten Entwicklung der Vögel. Warschau 1900. 42 pag. Mit 2 Tafeln Autotypien und 43 Figuren im Text. (Arbeiten aus dem zootomischen Laboratorium der Warschauer Universität XXIII.)
68. P. J. Mitrophanow, Neue Thatsachen in betreff der ersten Entwicklung der Reptilien. Warschau 1900. 54 pag. Mit 2 Tafeln und 23 Figuren im Text. (Arbeiten aus dem zootomischen Laboratorium der Warschauer Universität XXIV.)
69. P. J. Mitrophanow, Die erste Entwicklung der Wachtel (*Coturnix communis*).

Warschau 1902. Mit 11 Figuren im Text. (Arbeiten aus dem zootomischen Laboratorium der Warschauer Universität XXV.)

70. P. J. Mitrophanow, Über die Primitiv-Platte in der Entwicklung der Reptilien und Vögel (Sauropsiden). Warschau 1902. 27 pag. Mit 10 Figuren im Text. (Arbeiten aus dem zootomischen Laboratorium der Warschauer Universität XXVI.)
71. W. M. Schimkewitsch, Über die atavistische Bedeutung der Regeneration der Linse bei Amphibien. (Arbeiten der St. Petersburger Gesellschaft der Naturforscher. Vol. XXXIII. Lief. 1. Sitzungsprot. 1902. Nr. 1. S. 13—16. Deutscher Auszug pag. 19—21.)
72. A. Rjashew, Veterinär-Arzt. Untersuchung einiger Fragen, die sich auf die Entwicklung des Gliedmassen-Skeletts der Säugetiere beziehen. Jurjew (Dorpat) 1893. 28 pag. 40 mit 3 lithographirten Tafeln. (Magister-Dissertation des K. Veterinär-Instituts zu Dorpat.)
73. S. Stopnitzky, Zur Frage nach der Polydaktylie. Moskau 1901. 44 pag. mit 4 Tafeln. (Separat-Abdruck aus den Arb. der physiko-mediz. Gesellschaft bei der Moskauer Universität. 1900. Januar-Dezember. Nr. 14. pag. 71—108.)
74. J. J. Pantjuchow, 3 Fälle von *Pes varus* und 2 Fälle von Polydaktylie in einer Familie. 18 pag. 80. (Sonderabzug aus den Protokollen der K. Kaukasischen medizinischen Gesellschaft. 1901. Nr. 18.)
75. J. K. Tarnani, Eine dreibeinige Gans. Warschau 1898. 10 pag. (Sonderabzug aus den Schriften des Nowo-Alexandrowschen Instituts für Landwirtschaft und Forstwesen. Bd. X. Lief. 3. Mit 3 Taf. Abbildungen. cf. IV. Bd. Ergebnisse. Bd. IV. 1899. pag. 683. Nr. 143, woselbst ein kurzes Referat auf Grund einer vorläufigen Mitteilung des Verfassers in den Schriften der St. Petersburger Ges. der Naturf. geliefert ist.)
76. J. Tarnani, Zwei missgebildete Enten. Warschau 1900. 5 pag. mit 3 Figuren im Text. (Sonderabzug aus den Schriften des N. A. Instituts für Landwirtschaft und Forstwesen. Bd. XIII. Lief. 1.)
77. J. Tarnani, Anomalien an den Geschlechtsorganen des grünen Frosches (*Rana esculenta*). Warschau 1899. 7 pag. mit Holzschnitten. (Sonderabzug aus den Schriften des Nowo-Alexandrow-Instituts für Landwirtschaft und Forstwesen. Bd. XI. Lief. 2.)
78. P. J. Karusin, Seltener Fall einer angeborenen Anomalie der Gestalt und Lagerung der Leber bei einer erwachsenen Frau. 19 pag. Mit Abbildungen im Text. (Separat-Abdruck aus den Arbeiten der physik.-mediz. Gesellschaft bei der Moskauer Universität. 1900. Januar-Dezember. Nr. 14. pag. 71—95.)
79. D. Sernow (Zernoff), Zur Frage über die morphologische Bedeutung der schwanzförmigen Bildungen bei Menschen. (Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. Année 1901. Nr. 1 et 2. Moscou 1901. pag. 332—386. Mit 4 Figuren im Text. — Auch in Russischer Sprache gesondert erschienen. Moskau 1901. 38 pag. 8°.

VIII. Verschiedenes.

80. P. Leshaft, Das erste Lebensjahr des Kindes. Fortsetzung. (Arbeiten des St. Petersburger Biolog. Laboratoriums. 1901. Bd. V. Lief. 1. pag. 61—84. Lief. 2. pag. 35—70. — Der Autor setzt seine Schilderung der ersten Lebensjahre des Kindes fort. Ich werde abwarten, bis der Schluss dieser offenbar grösseren Abhandlung erschienen ist, und dann im Zusammenhang über den Inhalt berichten.)
81. A. Krogius, Zur Frage nach der Aufgabe der Methode der Psychologie. (Arbeiten des St. Petersburger Biolog. Laboratoriums. Bd. V. 1901. Lief. 1. pag. 7—32.)
82. F. Krüger-Tomsk, Die Bedeutung und klinische Bestimmung der durch die

- Schleimhaut des Magens ausgeschiedenen Salzsäure. 15 pag. (Sonderabdruck an ?) 1900.
83. W. K. Lindemann, Über das Wesen der Fett-Metamorphose. (Arb. der physio-med. Gesellschaft bei der Moskauer Universität. 1900. Januar-Dezember. Nr. 14. pag. 25–31.)
 84. W. K. Lindemann, Über die fettige Mélemostose des Herzens. Ebenda. pag. 153–160.
 85. W. K. Lindemann-Moskau, Die Cytolisine als Ursache der tonischen Nephritiden. Moskau 1901. 64 pag.
 86. W. K. Lindemann-Kiew, Die hauptsächlichsten Strömungen in der allgemeinen Pathologie des XIX. Jahrhunderts. Eine Antrittsvorlesung. Kiew 1901. 15 pag.
 87. J. F. Ogniew-Moskau, Der Vitalismus in der heutigen Naturwissenschaft. Moskau 1900. 47 pag. 8^o.
 88. J. A. Schestopal, Zur Physiologie der Atmung. Über die Innervation der Bronchial-Muskeln. (Arb. der physiko-med. Gesellschaft bei der Moskauer Universität 1900. Januar-Dezember Nr. 14. pag. 47–62.)
 89. J. D. Iljin, Die organisierten Eiweissformen der Muskelfasern (Myosin und Myostromin) und ihre genetischen Beziehungen. (Arbeiten des St. Petersburger Biol. Laboratoriums. Bulletin du laboratoire biologique de St. Pétersbourg. Bd. IV. Lief. 1. St. Petersburg 1900. pag. 19–67. Lief. 2. pag. 30–92.)

Anhang. Zoologisches.

A. Allgemeines. Sammlungen. Faunen.

90. W. Schimkewitsch, Professor an der Universität zu St. Petersburg. Die biologischen Grundlagen der Zoologie. 2. Auflage. St. Petersburg und Moskau 1902. 415 pag. mit 260 Holzschnitten im Text.
91. S. Awerinzew, Kurzer Bericht über die Thätigkeit der biologischen Station in Bologoje während des Jahres 1900. (Arb. der K. Ges. der Naturforscher in St. Petersburg. Bd. XXXI. Lief. 1. Sitzungsprot. 1900. September Nr. 5. pag. 231–236. Deutscher Auszug pag. 253.)
91. A. K. Linko, Bericht über den Zustand und die Thätigkeit der biologischen Station der K. Gesellsch. der Naturforscher am Katharinenhafen (Murmanküste, während des Jahres 1899, nebst einem Verzeichnis von Medusen und Ktenophoren) die im Rayon von Batum gefunden worden sind. (Arb. der K. Ges. der Naturf. in St. Petersburg. Bd. XXXI. Lief. 1. Sitzungsprot. Nr. 2. Febr. 1900. pag. 74 bis 82. Deutscher Auszug pag. 124.)
93. R. Minkewitsch, Kurzer Bericht über einen Aufenthalt in der biologischen Station zu Sewastopol während des Sommers 1899. (Arb. der K. Gesellsch. der Naturf. in St. Petersburg, Bd. XXX. Lief. 1. Sitzungsprot. Nr. 8. Dezember 1899. pag. 354–362. Französ. Auszug pag. 365.)
94. D. D. Pedaschenko, Die biologische Station an der Murman-Küste. Mit 3 Taf. (Arb. der K. Ges. der Naturf. in St. Petersburg. Bd. XXXII. Lief. 1. Sitzungsprot. 1901. März Nr. 3. pag. 102–114.)
95. Saitzew, Ph., Kurzer Bericht über die Thätigkeit der biologischen Süßwasserstation zu Bologoje im Jahre 1901. Nebst einem Verzeichnis neuer Rotatoria und Gastrotricha. (Arbeiten der St. Petersburger Gesellschaft der Naturforscher. pag. 8–13. Deutscher Auszug pag. 19. Sitzungsprotokolle 1902. Nr. 1. Vol. XXXIII. Lief. 1.)
96. Konstantin St. Hilaire, Bericht über eine Abkommandierung ins Ausland. (Arb. der K. Gesellsch. der Naturf. in St. Petersburg. Bd. XXIX. Lief. 4. Auch

unter dem Titel: Laborat. Arbeiten des zootom. Kabinetts der Universität zu St. Petersburg. Nr. 10. 1900. pag. 159—175.)

97. S. A. Sernow, Eine Bemerkung über das tierische Plankton der Flüsse Schoschma und Wjätka (Gouv. Wjätka Kreis Malmysch). (Tagebuch der zool. Sektion der K. Gesellschaft der Freunde der Naturwissenschaft. Bd. III. Nr. 2. Moskau 1901. pag. 25—35. Mit 1 Tafel.)
98. S. A. Sernow, Eine Bemerkung über das tierische Plankton in den Flüssen Schoschma und Wjätka (Gouv. Wjätka, Kreis Malmysch). Mit 1 Tafel. (Tagebuch der zool. Abteilung der K. Gesellsch. der Freunde der Naturwissenschaft in Moskau. Bd. III. Nr. 2. Moskau 1902. pag. 25—36. Arbeiten der zool. Abt. Bd. XIII. Nachrichten der Ges. Bd. XCVIII.)
99. A. Ganike, Über quantitative Plankton-Bestimmung. Mit Abbildungen im Text. (Arb. der K. Ges. der Naturf. in St. Petersburg. Bd. XXX. Lief. 1. Sitzungsprot. Febr. 1900. Nr. 2. pag. 94—106. Deutscher Auszug pag. 119—127.)
100. W. A. Wagner, Über Färbung und Mimicry bei den Tieren. Mit einer kolor. Tafel. (Arb. der K. Gesellsch. der Naturf. in St. Petersburg. Bd. XXXI. Lief. 2. Sektion für Zoologie und Physiologie. St. Petersburg 1901. pag. 1—68. Ein Auszug in deutscher Sprache befindet sich pag. 69—76.)
101. A. A. Kuljábko und Th. W. Owjannikow, Über die physiologische Einwirkung der Naphtha und ihrer Produkte auf den Organismus der Tiere. Schriften der K. Akademie der Wissenschaften zu St. Petersburg. III. Sek. VIII. Bd. Nr. 9. 1899.)
Mir nicht zugänglich gewesen.
102. Ed. Meyer. Lässt sich die Bildung der sekundären Leibeshöhle aus der sekretorischen Thätigkeit des Tierkörpers erklären? (Arb. der K. Ges. der Naturforscher in St. Petersburg. Bd. XXXI. Lief. 1. Sitzungsprotok. 1900. Januar Nr. 1. pag. 33 bis 51. Deutscher Auszug pag. 60—64.)

B. Spezielles.

I. Protozoen.

103. S. Awerinzew, Über die Protozoen-Fauna in der Umgebung des Bologoje-Sees. (Arb. der K. Gesellsch. der Naturf. in St. Petersburg. Bd. XXX. Lief. 1. Sitzungsprot. Nr. 6. Oktober 1899. pag. 228. Deutscher Auszug pag. 262—264.)
104. Minkewitsch, Zur Biologie der Protozoen des Schwarzen Meeres. (Arbeiten des St. Petersburger biolog. Laboratoriums. 1900. Bd. IV. Lief. 2. pag. 7—11.)
105. S. Awerinzew, Über den Bau der Hüllen einiger Protozoen. Ebenda. pag. 330 bis 338. Deutscher Auszug pag. 347—348.)
106. S. Awerinzew, Über die Zoochlorellen bei Protozoen. (Arb. der K. Ges. der Naturforscher in St. Petersburg. Bd. XXXI. Lief. 1. Sitzungsprot. 1900. November Nr. 7. pag. 322—330. Deutscher Auszug pag. 345—347.)
107. S. Metalnukow, Die Fähigkeit der Infusorien (Paramaecium), die Speisen zu unterscheiden. (Arbeiten des St. Petersburger Biolog. Laboratoriums. 1901. Bd. V, Lief. 4. pag. 23—26.) Nebst einer Anmerkung dazu von Leshaft. pag. 26—29.
108. S. Awerinzew, Morphologie und Systematik der Familie Halterina Clap. et Lachm. (Arbeiten, ausgeführt in dem Laboratorium des zoologischen und zootomischen Kabinetts der K. Universität zu St. Petersburg. Nr. 12. St. Petersburg 1901. pag. 1—58. Deutscher Auszug pag. 59—63. Auch unter dem Titel: Arbeiten der K. Ges. der Naturforscher in St. Petersburg. Bd. XXXI. Lief. 4.)
109. A. W. Schweier, Die parasitisch lebenden Flimmer-Infusorien (Entoparasiten.) Mit 2 Tafeln. (Arbeiten der K. Gesellsch. der Naturf. in St. Petersburg, Bd. XXIX, Lief. 4; auch unter dem Titel: Arbeiten, ausgeführt im Laboratorium des zooto-

mischen Kabinetts der K. Universität zu St. Petersburg, unter der Redaktion von W. T. Schewjākow. Nr. 10. St. Petersburg 1900. pag. 1—135.)

110. S. Awerinzew, Zur Faunistik der Rhizopoden des Marmora-Meeres. (Arb. der K. Ges. der Naturforscher in St. Petersburg. Bd. XXXII. Lief. 1. Sitzungsprot. 1901. September Nr. 5. pag. 181—183. Deutscher Auszug pag. 220—221.)
111. S. Awerinzew, Über die Struktur des Kalks in den Schalen der Rhizopoden. Ebenda pag. 189—204. Deutscher Auszug pag. 222.)

II. Coelenteraten.

112. A. K. Linko, Beobachtungen über die Medusen des weissen Meeres. Mit 1 Tafel. (Arb. der K. Gesellschaft der Naturf. in St. Petersburg. Bd. XXIX. Lief. 4. Auch unter dem Titel: Laborat. Arbeiten des zoot. Kabinetts der Universität zu St. Petersburg. Nr. 10. 1900. pag. 137—149.)

III. Würmer.

113. W. Plotnikow, Zur Kenntnis der Süsswasser-Würmer-Fauna der Umgebung von Bologoje. (Arb. der K. Gesellsch. der Naturf. in St. Petersburg. Bd. XXXI. Lief. 1. Sitzungsprot. 1900. November Nr. 7. pag. 313—319. Deutscher Auszug pag. 340—343.)
114. Eug. Schultz, Über Regeneration bei Planarien. (Arb. der K. Ges. der Naturf. in St. Petersburg. Bd. XXXI. Lief. 2. Sitzungsprotok. Februar 1900. pag. 83—94. Deutscher Auszug pag. 118—119.)
115. N. Cholodkowski, Zur Kenntnis von den Bandwürmern der Wiederkäuer. (Arb. der St. Petersburger Ges. der Naturf. Bd. XXXIII. Lief. 2. Sitzungsaber. 1902. Nr. 2. pag. 60—64. Deutscher Auszug pag. 109.)
116. N. Cholodkowski, Helminthologische Notizen. (Arb. der K. Ges. der Naturf. in St. Petersburg. Bd. XXXI. Lief. 1. Sitzungsprot. 1900. März Nr. 3. pag. 185—186. Deutscher Auszug pag. 152/3.)
117. W. Plotnikow, Zur Kenntnis der Würmer-Fauna des Bologoje-Sees. (Arb. der K. Gesellsch. der Naturf. in St. Petersburg. Bd. XXX. Lief. 1. Sitzungsprot. Nr. 7 November 1899. pag. 279—284. Deutscher Auszug pag. 320—322.)
118. D. Tretjākow, Die Entwicklungsgeschichte des Gordius aquaticus Vill. (Arb. der K. Gesellsch. der Naturf. in St. Petersburg. Bd. XXXII. Lief. 1. Sitzungsprot. 1901. Januar Nr. 1. pag. 19—22. Deutscher Auszug pag. 24.)
119. L. Michailow, Über die Rotatoria des Bologoje-Sees und dessen Umgebung. (Arb. der K. Ges. der Naturf. in St. Petersburg. Bd. XXXI. Lief. 1. Sitzungsprot. Nr. 3. März 1900. pag. 137—142. Französ. Auszug pag. 153.)
120. E. A. Schulz, Dinophilus nostratus. n. sp. Mit 1 Tafel. (Arbeiten aus dem Laboratorium des zoolog. und zootom. Kabinetts der K. Universität zu St. Petersburg. Nr. 11. 1900. pag. 49—55. Auch unter dem Titel: Arbeiten der K. Ges. der Naturf. in St. Petersburg. Bd. XXX. Lief. 4.)

IV. Echinodermaten.

121. K. Dawydow, Über Regenerations-Vorgänge bei den Ophiuren. (Arbeiten der K. Ges. der Naturf. in St. Petersburg. Bd. XXXI. Lief. 1. Sitzungsprot. 1900. Januar Nr. 1. pag. 27—32. Deutscher Auszug pag. 54—59.)

V. Mollusken.

122. N. J. Andrussow, Fossile und lebende Dreissenoidae Eurasiens. Erstes Supplement. Mit 2 Tafeln. (Arbeiten der K. Gesellsch. der Naturf. in St. Petersburg. Bd. XXIX. Lief. 5. St. Petersburg 1900. pag. 60—137. Resumé in deutscher Sprache. pag. 118—128.)

123. D. Tretjakow, Zur Fauna des nördlichen Wolga-Gebiets. Bryozoen und Mollusken. (Arbeiten der K. Ges. der Naturf. in St. Petersburg. Bd. XXXI. Lief. 1. Sitzungsprot. 1900. Februar Nr. 2. pag. 112—117. Deutscher Auszug pag. 124.)
124. Baron O. W. Rosen, Materialien zur Kenntnis der Mollusken-Fauna des Kaukasus und Mittel-Asiens. (Tagebuch der zool. Abteilung der K. Ges. der Freunde der Naturwissensch. in Moskau. Bd. III. Nr. 2. Moskau 1901. pag. 7—12. Arbeiten der zool. Abt. der Ges. Bd. XIII. Nachrichten der Ges. Bd. XCVIII.)
125. Baron O. W. Rosen, Materialien zur Kenntnis der Molluskenfauna der Stadt Charkow und ihrer nächsten Umgebung. (Ebenda pag. 12—13.)
- 125a. P. Iljin, Das Gehörbläschen der Pterotrachoiden als statisches Organ. (Le Physiologiste Russe. Vol. II. Moscou 1900. pag. 19—34.)

VI. Arthropoden.

126. N. J. Sograff, Materialien zur Kenntnis der Genealogie der Arthropoden II. Der Bau der seitlichen Kopforgane bei Glomeris. Mit 6 Abbildungen im Text. (Tagebuch der zoologischen Abteilung der K. Gesellschaft der Freunde der Naturwissenschaft in Moskau. Bd. III. Nr. 2. Moskau 1901. pag. 1—6. — Arbeiten der zoolog. Abt. der Gesellschaft. Bd. XIII. — Nachrichten der K. Gesellschaft. Bd. XCVIII.)
127. N. Cholodkowsky, Über den Darmkanal der Laphria-Arten. (Arbeiten der K. Gesellsch. der Naturforscher in St. Petersburg. Bd. XXXI Lief. 1. Sitzungsprot. 1900. Januar. Nr. 1. pag. 25—27. Deutscher Auszug pag. 54.)
128. N. Cholodkowsky, Zur Frage nach dem Geschlechtsapparat von Chermes (Aphiden). (Arbeiten der K. Gesellschaft der Naturforscher in St. Petersburg. Bd. XXX. Lief. 1. Sitzungsprotokoll Nr. 6. Oktober 1899. pag. 226—232. Deutscher Auszug pag. 256.)
129. A. K. Linko, Über die Cladoceren des Weissen Meeres und der Insel Solowezk. (Arbeiten, ausgeführt in dem Laboratorium des zoolog. und zootom. Kabinetts der K. Universität zu St. Petersburg unter Leitung der Professoren Schimkewitsch und Schewjakow. Nr. 11. St. Petersburg 1900. pag. 1—16. Mit 1 Tafel. Auch unter dem Titel: Arbeiten der K. Gesellsch. der Naturf. in St. Petersburg. Bd. XXX. Lief. 4.)
130. A. K. Linko, Beitrag zur Kenntnis der Phyllopoden-Fauna des europäischen Russlands. (Arbeiten, ausgeführt im Laboratorium des zool. und zoot. Kabinetts der K. Universität zu St. Petersburg. Nr. 12. St. Petersburg 1901. pag. 69—81. Deutscher Auszug pag. 82—90. Auch unter dem Titel: Arb. der K. Gesellsch. der Naturf. in St. Petersburg. Bd. XXXI. Lief. 4.)
131. W. A. Schimkewitsch, Ein Beitrag zur Frage nach der Abstammung der Crustaceen. (Arbeiten aus dem Laboratorium des zoolog. und zootom. Kabinetts der K. Universität zu St. Petersburg Nr. 11. 1900. pag. 38—48. Auch unter dem Titel: Arb. der K. Ges. der Naturf. in St. Petersburg. Bd. XXX. Lief. 4.)
132. W. A. Wagner, Die Wasserspinne (*Argyroneta aquatica* C.), ihre Arbeit und und ihr Leben. Materialien einer vergleichenden Psychologie. Mit 1 Tafel. (Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. Année 1900. Nr. 1—2. Moscou 1900. pag. 61—168. Ein französisches Résumé unter dem Titel: L'araignée aquatique; son industrie et sa vie. Matériaux de psychologie comparée. Ebenda pag. 169—174.)

VII. Wirbeltiere.

133. S. Ussow, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule der Teleostier. — Mit 4 Tafeln. (Bull. de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. Année 1901. Nr. 1 et 2. Moscou 1900. pag. 145—240.)
134. K. Grigorjanz, Die Luft-Atmung der Fische. Aus dem Laboratorium des zoologischen Museums der K. Universität zu Moskau. Mit 6 Figuren im Text. (Tagebuch

- der zoolog. Abteilung der K. Gesellschaft der Freunde der Naturwissenschaft in Moskau. Bd. III. Moskau 1902. Nr. 2. pag. 14—24. Arbeiten der zoolog. Abteilung Bd. XIII. Nachrichten der K. Ges. Bd. XCVIII.)
135. W. Kapelkin, Zur Frage nach der Entwicklung des axialen Skelets der Amphibien. Mit Tafel V und VI. (Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. Année 1900. Nr. 4. Moscou 1900. pag. 433—448.)
 136. A. M. Nikolsky, Reptilien und Amphibien, gesammelt von P. P. Suachkin im Gebiet von Turgai. (Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. Année 1899. Nr. 4. Moscou 1900. pag. 366—368.)
 137. W. S. Jelpatiewski, Das Genus *Ablepharus* Fitz. in der Sammlung des zoolog. Museums der K. Universität zu Moskau. Mit 2 Textfiguren. (Tagebuch der zoolog. Abteilung der K. Gesellschaft der Freunde der Naturwissensch. in Moskau. Bd. III. Nr. 2. Moskau 1901, pag. 37—40. Arbeiten der zoolog. Abteilung, Bd. XIII. Nachrichten der K. Ges. Bd. XCVIII.)
 138. N. Smirnow, Über das Nisten der *Gallinago Gallinago* L. in Russisch Lappland. (Arb. der K. Ges. der Naturf. in St. Petersburg. Bd. XXXII. Lief. 1. Sitzungsprot. 1901. September Nr. 5. pag. 179—191. Deutscher Auszug pag. 218.)
 139. Nadine Karakasch, Einige Beobachtungen über die Lebensweise des Wiedehopfa. (Arb. der K. Ges. der Naturf. in St. Petersburg. Bd. XXXII. Lief. 1. Sitzungsprot. 1901. Nr. 5. September. pag. 205—207. Französischer Auszug pag. 222/3.)
 140. T. Jurinsky, Tabelle der Beobachtungen über den Vogelzug bei Irkutsk im Frühjahr 1901. (Arbeiten der K. Gesellsch. der Naturforscher in St. Petersburg. Bd. XXXII. Lief. 1. Nr. 7—8 aus den Sitzungsberichten. November-Dezember 1901. pag. 315—319.)
 141. A. Dmitrijew, Über den Zusammenhang zwischen den ausgezeichneten Eigenschaften der Romanowschen Schafe und der Vegetation der Weideplätze im Kreise Romanow (Gouv. Jaroslaw). (Arb. der K. Ges. der Naturforscher in St. Petersburg. Bd. XXXII. Lief. 1. Sitzungsprot. 1901. Februar Nr. 2. pag. 33—42. Deutscher Auszug. 49—56.)
 142. W. P. Amalitzky, Über Reste von Wirbeltieren in der Permischen Schicht des nördlichen Russlands. (Arb. der K. Ges. der Naturf. in St. Petersburg. Bd. XXXI. Lief. 1. Mit 5 Tafeln. Sitzungsbericht 1900. April-Mai Nr. 4. pag. 177—195. Französischer Auszug: Sur les fouilles de 1899 de débris de vertébrés dans les dépôts Permians de la Russie du Nord. pag. 201—220.)
 143. Marie Pawlowa, Ossements fossiles, trouvés dans les environs de Kriwoi Rog, gouv. de Kherson. (Pl. XI.) Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. Année 1902. Nr. 1 et 2. Moscou 1902. pag. 73—89.
 144. A. Th. Terentjew, Ein Delphin (*Phocaena communis*) im Kronstädter Meerbusen. (Arb. der K. Ges. der Naturf. in St. Petersburg. Bd. XXXI. Lief. 1. Sitzungsprot. 1900. September Nr. 5. pag. 246—253. Französischer Auszug pag. 284.)
 145. K. A. Ssaturin, Über die Säugetiere der Steppen des nordöstlichen Kaukasus. (Nachrichten des Kaukasischen Museums, herausgegeben von Dr. Radde. Bd. I. Lief. IV. Tiflis 1901. pag. 1—100 Russisch. pag. 101—154 Deutsch.)

I. Geschichte der Anatomie. Biographisches.

M. A. Popow setzt seine Studien über die Professoren der Anatomie an der Universität Charkow fort (1—3). Er hat uns in der letzten Zeit biographische Skizzen der Professoren Vanotti und Pitra, so wie der Prosektoren und Prosektorgehilfen geliefert.

Ludwig Vanotti (Nr. 1.) war der erste Lehrer der Anatomie an der neugegründeten Universität zu Charkow; an seinen Namen knüpft sich die Errichtung der Lehrkanzel der Anatomie, des anatomischen Theaters und des anatomischen Instituts in Charkow.

Ludwig Vanotti war im Jahre 1771 in Freiburg i. Br. geboren, studierte daselbst, wurde am 5. August 1798 zum Dr. med. promoviert; dann war er einige Jahre Ober-Chirurg der Kaiserlichen Armee. Nachdem er ein Jahr sich in Wien zur Fortsetzung seiner medizinischen Studien aufgehalten, liess er sich in Lemberg als praktischer Arzt nieder; hier verfasste Vanotti in polnischer Sprache ein Buch über die Impfung mit Kuhpocken.

Am 29. Mai 1805 traf Vanotti in Charkow ein — er war am 25. März durch ein Schreiben des damaligen Kurators der Universität, des Grafen Potocki, zum Prosektor und Adjunkten der Lehrkanzel für Anatomie, Physiologie und gerichtliche Medizin ernannt worden. Wodurch Vanotti die Aufmerksamkeit der Universitätsbehörde auf sich gezogen hatte, welchen Umstand er seine Berufung nach Charkow verdankte, ist unbekannt.

Das Statut der Charkower Universität war bereits am 5. November 1804 Allerhöchst bestätigt worden. — Für die medizinische Fakultät waren 6 Lehrstühle bestimmt: 1. Anatomie, Physiologie und gerichtliche Medizin, 2. Pathologie, Therapie und Klinik, 3. Arzneimittellehre, Pharmacie und mediz. Litteratur, 4. Chirurgie, 5. Geburtshilfe, 6. Tierarzneikunde.

Als Vanotti in Charkow eintraf, war durchaus nichts zu seiner Lehrthätigkeit vorbereitet — er erhielt zunächst den Auftrag, ein zu einem anatomischen Theater geeignetes Gebäude sich zu suchen, — aber es fand sich sobald nichts Passendes. Endlich gegen Ende des Jahres 1807 erreichte Vanotti nach vielfachen vergeblichen Bemühungen, dass ihm im botanischen Garten ein altes baufälliges Häuschen, in dem bisher der Gärtnergehilfe Strohwald gewohnt hatte, von der Universitätsverwaltung zur Errichtung eines anatomischen Theaters angewiesen wurde. Mit ausserordentlich geringen Mitteln hat Vanotti sich hier eingerichtet, um seine eigentliche anatomische Lehrthätigkeit beginnen zu können. Freilich hatte Vanotti vorher bereits Vorlesungen gehalten, aber nicht über Anatomie, sondern über medizinische Encyklopädie, — auch nicht vor Studenten der Medizin, denn die gab es damals gar nicht, sondern vor den Zöglingen des sogenannten „Kollegiums“. Gleichzeitig hatte Vanotti um doch eine bestimmte Beschäftigung zu haben, 1806 die Stellung eines Unterbibliothekars an

der Universitätsbibliothek zeitweilig angenommen. — Es ging damals alles sehr langsam vor sich. Im Jahre 1806 hielt die mediz. Fakultät unter dem Dekan Schumljanski (Prof. der Chirurgie) ihre erste Sitzung. — Vanotti war Sekretär der Fakultät: ausser dem Dekan und dem Sekretär war niemand weiter zugegen; es waren offenbar noch keine anderen Professoren ernannt. Es gab auch noch keine Studierende der Medizin.

Im Winter 1806/7 sollte der anatomische Unterricht in dem neu-eingerichteten Institut beginnen; Vanotti sollte Anatomie vierstündig, Physiologie zweistündig, daneben auch medizinische Polizei- und gerichtliche Medizin lesen. Das anatomische Theater war notdürftig hergerichtet. 128 Rbl. 80 Kop. (ca. 250 Mark) zur Anschaffung der verschiedenen Gerätschaften waren bewilligt, die Lieferung von fünf Leichen zugestanden, damit Vanotti die zum Unterricht notwendigsten Präparate herstellen konnte. Mit wie vielen Zuhörern Vanotti den Unterricht begonnen hat, ist unbekannt; viel sind es nicht gewesen, aber der Anfang war gemacht. Vanotti legte seinen Vorlesungen ein längst vergessenes Buch von J. J. Plenck (*Primae lineae anatomes. In usum praelectionum* Ed. IV. Viennae 1794) zu Grunde. Auch mit der Gründung eines anatomischen Museums machte Vanotti den Anfang: im Winter 1807 fertigte er 44 anatomische Präparate an, zu deren Aufstellung er zwei Schränke sich erbat. Im September 1807 überreichte Vanotti dem Conseil der Universität (General-Konzil) zwei Werke: ausser dem schon genannten polnischen Buch über die Einführung der Kuhpocken-Impfung ein in deutscher Sprache abgefasstes: „Handbuch für den angehenden Feldarzt mit besonderer Rücksicht auf Russland. Riga 1807, Er bat um die Beförderung zum ausserordentlichen Professor. Allein trotzdem dass der Conseil dieses Gesuch befürwortete, und obgleich Vanotti es an Fleiss und Arbeitsamkeit nicht hat fehlen lassen, wurde er erst im Jahre 1811 zum ausserordentlichen Professor ernannt.

Vanotti hat regelmässig Anatomie, und zwar in lateinischer Sprache, angekündigt. Ob er aber wirklich regelmässig gelesen hat, ist fraglich, denn es gab bis zum Jahr 1811 fast gar keine Studierende der Medizin.

In den Jahren 1805—1808 gab es keine Medizin Studierende, 1809—1810 gab es zwei Studenten der Medizin, 1811 gab es 9 Studierende der Medizin (Gesamtzahl 86), 1812 war die Zahl bis auf 17 gestiegen. — Vanotti hat aber mancherlei Vorlesungen gehalten, nämlich von 1805—1807 zuerst Encyclopädie der Medizin vor den Zöglingen des „Kollegiums“, und später Anthropologie vor den Zuhörern der

physiko-mathematischen (d. h. philosophischen) Fakultät. Mit dem Eintritt des Professors Knigin, der zum Professor der Anatomie ernannt worden war, hörte die Thätigkeit Vanottis am anatomischen Institut vollständig auf. Vanotti war übrigens kurz vorher (1810) nach dem Tode des Professors Koritari zum Professor der Pharmakologie, Pharmacie und Geschichte der Medizin ernannt worden und trug die genannten Fächer vor; daneben las er noch bis 1812 gerichtliche Medizin.

Am 1. Juli 1819 starb Vanotti, nachdem er bereits eine Zeitlang gekränkelt hatte; er hinterliess eine Witwe, Marie, und zwei unmündige Kinder, Joseph und Marie, im Alter von 6 und 5 Jahren, die in grösster Dürftigkeit zurückblieben.

Ausser dem bereits genannten deutschen Buche („Der Feldarzt“) und dem polnischen über die Kuhpocken hat Vanotti nur wenige Schriften veröffentlicht. Zu erwähnen sind zwei Reden, die eine in lateinischer Sprache, *De amphibii, piscibus, et insectis maxime vulgaribus — agri Charkowiensis, paucaque de utilitate talis indicis, scientiaeque physiographicae potissimum respectu* —; Rede, gehalten in der Festversammlung 17. Januar 1813. 2. Über die mutmassliche Heilbarkeit fast aller Krankheiten, Rede, gehalten in der Festversammlung der Universität am 30. August 1818. 53 pag. 4°. Die Rede ist sowohl in deutscher wie in russischer Sprache gedruckt. Ungedruckt ist ein Vortrag geblieben, den Vanotti 1807 gehalten: *De sensibilitate hominum in quantum corpori attribuenda est, deque necessitate in universum concipiendae naturae humanae ut synthesis et mentis et corporis*. Die Handschrift liegt bei den Akten der Fakultät.

Schliesslich ist erwähnenswert: Vanotti schaffte 1809 für das anatomische Museum in Charkow eine Sammlung von 37 Wachspräparaten, die er aus Leipzig von Hasselmeyer bezog. Er bezahlte dafür 171 Rubel 43 Kopeken (etwa 350 Mark). — Von diesen Präparaten sind zwei verloren gegangen, 35 sind noch erhalten. So weit aus dem — der Lebensbeschreibung Vanottis beigefügten — Verzeichnis hervorgeht, handelt es sich um Reliefbilder aus Wachs.

Ob sich irgendwo in einem anatomischen Museum Deutschlands ein Exemplar dieser Hasselmeyerschen Sammlung erhalten hat?

Anmerkung: Um über Vanottis Ausbildung Auskunft zu erhalten, wandte ich mich nach Freiburg i. B. und erhielt durch Prof. Wiedersheim folgende Antwort:

In den Akten der Fakultät vom Juli 1898 ist verzeichnet, dass Aloys Vanotti med. candid. auf Grundlage einer Dissertation „*Morbi historia viri cujusdam febris intermittenti tertiana laborantis, ejusque Epicrisis conscripta*“ zum Dr. med. promovirt worden sei. Das Manuscript der Dissertation liegt noch bei den Akten der Universität; ein Curriculum vitae, aus dem der Studiengang Vanottis zu ersehen wäre, ist nicht vorhanden. Die Dissertation scheint nicht gedruckt worden zu sein.

Albert Pitra (2.), Professor der gerichtlichen Medizin an der Universität zu Charkow, wurde in Charkow am 14. September 1825 geboren; sein Vater Samuel Pitra war Gehülfe am physikalischen Kabinet der Universität, seine Mutter Jacobina Bartels. Albert Pitra bezog nach Absolvierung des Gymnasiums die Universität, studierte Medizin, erhielt 10. Juni 1849 das Diplom eines Arztes cum eximia laude, und wurde sofort als Ordinator (Assistent) an der therapeutischen Abteilung der Universitätsklinik angestellt. Am 10. Juni 1854 wurde Pitra nach Verteidigung seiner Dissertation „Specimen topographiae medicae Charkowiensis“ zum Dr. med. promoviert, und bald darauf als Adjunkt der Lehrkanzel für gerichtliche Medizin mit dem Lehrauftrag für Veterinär-Polizei und Epizootie angestellt. Bereits im darauffolgenden Jahre las Pitra medizinische Polizei und Diätetik und wurde 1862 zum ausserordentlichen Professor der gerichtlichen Medizin ernannt. Im Jahre 1875 liess Pitra sich pensionieren, gab seine Lehrthätigkeit auf und beschäftigte sich nur mit medizinischer Praxis in der Stadt Charkow. Er starb am 15. September 1901 im Alter von 76 Jahren.

Er hat ausser seiner oben genannten Dissertation nur eine kleine gerichtlich medizinische Abhandlung „Tod durch Aufhängen an einem Bein“ (Protokolle der Medizin. Gesellschaft, Charkow 1869) drucken lassen.

3. Eine lange Abhandlung hat **Popow-Charkow** den Prosektoren und Prosektor-Gehülfen des anatomischen Instituts der Universität Charkow gewidmet (3). Die Universität **Charkow** ist am 17. Januar 1805 eröffnet. Das Statut bestimmt: Von den sechs Lehrkanzeln der medizinischen Fakultät umfasst die Lehrkanzel für Anatomie ausserdem noch Physiologie und gerichtliche Medizin. Der Professor erhielt 2500 Rbl. Bc. Gehalt. Für die sachlichen Ausgaben des anatomischen Theaters waren 800 Rbl. Bc. ausgesetzt. Ein Prosektor, der Adjunkt sein sollte, stand dem Professor zur Seite; er erhielt 1000 Rbl. Bc. Die Adjunkten waren nicht vollberechtigte ausserordentliche Professoren: sie hatten das Recht, in den allgemeinen Sitzungen der Professoren (Konzil-Konseil) anwesend zu sein, durften in Unterrichtsangelegenheiten ihre Stimme abgeben, aber durften sich nicht an Wahlen beteiligen. Im Fall der Erkrankung des Professors waren sie verpflichtet, die Vorlesungen des Professors zu halten. Aus der Zahl der Adjunkten wurden die Sekretäre der medizinischen Fakultät gewählt, welchen 100 Rbl. Bc. gezahlt wurden.

Der Prosektor hatte die Verpflichtung, frische Präparate für die Vorlesungen des Professors der Anatomie herzustellen, Präparate für das

anatomische Museum anzufertigen, die Präparierübungen der Studenten zu leiten; überdies wurden dem Prosektor gewöhnlich die gerichtlich-medizinischen Leichenöffnungen übertragen; ausserdem hatte er die häuslichen Geschäfte des Instituts zu führen: die Aufsicht über die Diener und das Leichenmaterial.

Das Statut von 1804/5 blieb bis zum Jahre 1837 in Kraft. Während dieser 33 Jahre waren Prosektoren: 1. L. Vanotti, 2. M. Lukin, 3. W. Tschernajew, 4. A. Wenediktow, 5. W. Kowalew, 6. W. Welkoborski, 7. J. Leonow und 8. E. Humburg.

Durch das Statut des Jahres 1837 wurde die Zahl der Lehrkanzeln der med. Fakultät vermehrt; überdies wurden die Lehrfächer anders verteilt. Die allgemeine Physiologie, allgemeine Pathologie, die gerichtliche Medizin wurden von der Anatomie getrennt und zu besonderen Lehrkanzeln, eine für Physiologie und Pathologie, eine für gerichtliche Medizin erhoben. Wenn man sich fragt, warum nicht allein in Charkow, sondern überhaupt in Russland die gerichtliche Medizin mit der anatomischen Professur — zusammenhing, so scheint mir die Antwort darin zu liegen, dass man die gerichtlich-medizinischen Sektionen nur solchen Personen anvertrauen wollte, die überhaupt mit Leichen zu thun hatten; dass auch an den Leichen der in den Kliniken Verstorbenen Sektionen gemacht wurden, darüber finden sich keine Mitteilungen.

Nach dem neuen Statut von 1837 erhielt der Professor der Anatomie ein Gehalt von 1263 Rbl. Silber (ca. 4400 Bc. Rbl.), der Prosektor ein Gehalt von 2200 Bc. Rbl. Ausserdem war die Stelle eines Prosektor-gehilfen mit einem Gehalt von 1000 Rbl. Bc. nebst freier Wohnung geschaffen und der Etat des anatomischen Instituts auf 2450 Rbl. Bc. erhöht.

Die Inhaber der anatomischen Lehrkanzel hatten die Aufgabe, vorzutragen: 1. die Anatomie des Menschen mit Berücksichtigung der speziellen Physiologie und vergleichenden Anatomie, 2. pathologische Anatomie, 3. Sektionen anzustellen.

Dieser Etat bestand nun bis zum Jahre 1863. Während dieses 26jährigen Zeitraumes waren Prosektoren: 1. J. Leonow, 2. P. Dudarew, 3. Wilkomirski. Als Gehülfen des Prosektors funktionierten: E. Humburg und später dessen Sohn P. Humburg.

Eine weitere Veränderung brachte das Statut des Jahres 1863. Die Zahl der Mitglieder der med. Fakultät erfuhr abermals eine Vermehrung; es waren 16 Professoren und 17 Dozenten, wozu auch 2 Prosektoren gerechnet wurden, vorgesehen. Die Dozenten (den früheren

Adjunkten entsprechend) sind etwa den deutschen besoldeten mit Lehrauftrag versehenen ausserordentlichen Professoren zu vergleichen; der Inhaber einer statutenmässigen Lehrkanzel kann ausserordentlicher oder ordentlicher Professor sein — der Unterschied besteht im wesentlichen nur in der geringeren oder grösseren Besoldung. Es konnte auch ein Dozent mit der Verwaltung einer Lehrkanzel betraut werden. Durch dieses neue Statut (von 1863) wurden Embryologie, Histologie und vergleichende Anatomie von der Anatomie getrennt und zum Gegenstande einer besonderen Lehrkanzel gemacht. Gleichzeitig wurden die Gehälter erhöht: die ordentlichen Professoren sollten 3000 Rbl. S., die ausserordentlichen Professoren 2000 Rbl. S., die Dozenten und Prosektoren 1500 Rbl. S., der Gehülfe des Prosektors 500 Rbl. und eine freie Wohnung erhalten. Für das Museum der (physiologischen) Anatomie wurden 1000 Rbl. jährlich ausgeworfen. Dieses sog. neue Statut war bis 1884 (21 Jahre) in Kraft, und während dieser Epoche bekleideten die Stellung eines Prosektors J. Wilkomirski und M. Popow; die Stellung eines Prosektorgehülfen P. Humburg, F. Hahn, M. A. Popow, L. Berg, P. Morosow, A. Beloussow.

Das Russische Universitäts-Statut vom Jahre 1884 vermehrte abermals die Zahl der Lehrkanzeln der med. Fakultät bis auf 23; die Lehrkanzel der Anatomie wurde nur insofern von dieser Veränderung betroffen, als die Vorlesungen der topographischen Anatomie, die doch wohl dem Anatomen gehört, einem besonderen Lehrer aufgetragen wurden, der gleichzeitig operative Chirurgie zu lesen und chirurgische Operationsübungen an Leichen anzustellen hatte. Es giebt auch heute noch an Russischen Universitäten eine besondere Lehrkanzel für operative Chirurgie nebst topographischer Anatomie und Operationsübungen.

Die Gehälter blieben unverändert — nur um eine Kleinigkeit wurden die Gehülfen der Prosektoren geschmälert: es wurde ihnen — auffallenderweise — die freie Wohnung entzogen.

Als Prosektoren waren und sind zum Teil noch tätig: M. Popow, A. Beloussow, G. Josifow, als Gehülfen: A. Beloussow, N. Kondakow, L. Josifow und A. Popow.

Popow führt uns mit der allergrössten Genauigkeit alle einzelnen Daten aus dem Leben der genannten Ärzte an. Wir können selbstverständlich ihm darin nicht folgen. Ich hebe aus der grossen Zahl (19) nur diejenigen hervor, die auf dem Gebiete der anatomischen Litteratur sich tätig erwiesen haben.

Ehe ich diese kurze Übersicht gebe, muss ich folgende Bemerkung einschieben: Mitrof. Popow hat in einer Reihe früherer Aufsätze auch die Professoren der Anatomie an der Universität Charkow biographisch behandelt; über diese Aufsätze habe ich zum Teil im III. Bericht (Ergebnisse VII. Bd. Wiesbaden 1898, p. 546—553, Nr. 4—8) und im IV. Bericht (Ergebnisse IX. Bd. Wiesbaden 1899, p. 521—533, Nr. 12—16) referiert; zum Teil finden sich die Notizen in diesem (V.) Bericht. Ich stelle hier die Namen der Inhaber der anatomischen Lehrkanzel der Reihe nach zusammen:

I. Professoren der Anatomie:

- | | | |
|------------------|-----------|-----------------|
| 1. Vanotti | 1805—1810 | cf. V. Bericht. |
| 2. Knigin | 1810—1829 | „ IV. „ |
| 3. Wenediktow | 1829—1835 | „ desgl. |
| 4. Narranowitsch | 1837—1853 | „ „ |
| 5. Iljinski | 1853—1859 | „ III. Bericht |
| 6. Lambl | 1859—1867 | „ desgl. |
| 7. J. Wagner | 1868—1888 | „ desgl. |
| 8. M. Popow | 1888—1897 | „ desgl. |
| 9. Bjeloussow | 1897 | „ V. Bericht. |

II. Prosektoren: 1. L. Vanotti, cf. die vorhergehende Notiz.
 2. Lukin, Makar Illarionowitsch (1812—1820), geb. 1785, stammte aus geistlichem Stande, studierte Medizin in der Moskauer mediko-chirurgischen Akademie, absolvierte im Juni 1812 das Arztexamen und wurde 1812 als Prosektor am anatomischen Institut in Charkow angestellt, nachdem er bereits in Moskau die Stelle eines Prosektorgehülften eingenommen hatte. Er las gleichzeitig neben Professor Knigin Anatomie des Menschen, stellte gerichtlich-medizinische Sektionen an und beschäftigte sich daneben mit medizinischer Praxis, die aber, wie es scheint, nicht gewinnbringend war. Als Lukin am 18. Januar 1820 nach längerem Leiden starb, reichte sein ganzer Nachlass kaum zu seiner Beerdigung und zur Deckung seiner Schulden hin. Litterarische Leistungen hat Lukin keine aufzuweisen.

3. Tschernajew, Wassilj Matwejewitsch (1820—1821) geboren 1793, aus geistlichem Stande, studierte Medizin in Charkow, war eine kurze Zeit Aufseher im zoolog. Museum der Universität und übernahm 1820 nach dem Tode Lukins die Geschäfte eines Prosektors, während er gleichzeitig das Examen eines Arztes ablegte (7. Juli 1820). Gegen Schluss des Jahres 1821 wurde Tschernajew ins Ausland abkommandiert, um seine Studien auf dem Gebiete der Botanik und Naturwissenschaft fortzusetzen. Von 1826 ab lehrte er Botanik, zuerst als

Adjunkt, dann von 1829 ab als ordentlicher Professor der Botanik bis zum Oktober 1859; er starb im Jahr 1871. Er hat eine grosse Anzahl botanischer Arbeiten verfasst und sich um die Pflanzenkunde Russlands grosse Verdienste erworben.

4. Wenediktow, Alexander Ssawitsch (1821—1826).

(Man vergleiche den IV. Bericht in den Ergebnissen IX. Band, 1899, pag. 529, Nr. 13.)

5. Kowalew, Wassilj Wassiljewitsch, 1826—1829, geboren 1802, studierte Medizin in Charkow, absolvierte das Examen als Arzt 14. Juli 1826 und wurde am 21. Dezember 1826 als Prosektor angestellt. Er war offenbar sehr fleissig, aber sehr kränklich, litt an Bluthusten, bat wiederholt um seine Entlassung, die ihm Ende März 1829 zu Teil wurde. — Wann Kowalew gestorben, ist unbekannt; litterarische Leistungen hat Kowalew keine aufzuweisen, dagegen entstammt eine grosse Anzahl anatomischer Präparate seiner fleissigen und geschickten Hand.

6. Welkoborski, Wenzeslaw Zesslawowitsch (1829—1831) geboren 1801, studierte Medizin in Freiburg i. Br. und erwarb sich daselbst das Zeugnis eines Kandidaten der Medizin. Daraufhin unterzog sich Welkoborski in Charkow der ärztlichen Prüfung, erhielt 11. März 1829 ein Diplom und wurde bald darauf als Prosektor angestellt. Er scheint sein Amt auch sehr eifrig verwaltet zu haben; im Jahre 1831 gab er die Stellung eines Prosektors auf und verliess Charkow. Er ist 1862 in Taurien gestorben.

7. Leonow, Iwan Petrowitsch (1830—1831 und 1837—1839).

(Man vergl. den IV. Bericht, Ergebnisse, Bd. IX 1899, pag. 529, Nr. 14.)

8. Humburg, Ernst Karlowitsch (1831—1837) geboren in Moskau, woselbst sein aus Preussen eingewanderter Vater Karl Humburg († 1832) Prosektor und Inspektor des anatomischen Instituts der Universität war. Karl Humburg hatte zwei Söhne, von denen der ältere August Humburg Prosektor an der mediko.-chirurgischen Akademie in Moskau war, während der jüngere, Ernst, zunächst Gehilfe des Prosektors am anatomischen Institut (von 1826) der Universität Moskau war und dann 1831 nach Charkow als Prosektor versetzt wurde. Es geschah das in der Zeit, als Wenediktow Professor der Anatomie und Leonow Adjunkt war. Und wie waren damals die Arbeitsräume beschaffen? Das anatomische Theater befindet sich vom Jahr 1820 ab in einem ehemaligen halbzerfallenen Pferdestall: ein und derselbe Raum dient zum Auditorium sowie als Arbeitszimmer des Prosektors; hier arbeiten

die Studenten, hier wird präpariert, hier wird an den Leichen operiert, hier wird seciert. So heisst es in einem damaligen Bericht. Ernst Humburg war ein ausgezeichnete Präparator, davon legen auch heute noch viele Präparate des Charkowschen anatomischen Museums Zeugnis ab; überdies interessierte er sich ausserordentlich lebhaft für die Förderung der anatomischen Arbeiten, für Vermehrung der Sammlungen des Instituts. Er wünschte eine Anzahl anatomischer Präparate aus dem Nachlass seines 1834 in Moskau verstorbenen Vaters an die Universität zu Charkow zu verkaufen, — doch wurde das Gesuch abgeschlagen, weil der Preis zu hoch befunden wurde. Im Jahr 1837 wurde das alte baufällige anatomische Institut geräumt und ein besseres hinter dem Universitäts-Garten gelegenes Haus bezogen, aber gleichzeitig verschlechterte sich die Stellung Humburgs infolge des neuen Statuts. Narranowitsch aus St. Petersburg wurde Professor der Anatomie, Leonow, der bisherige Adjunkt, Prosektor, und Humburg, der bisherige Prosektor, wurde zum Prosektorgehilfen gemacht. Es befand sich Humburg in einer sehr schlimmen Verfassung: er hatte nur 286 Rbl. (ca. 600 Mark) jährliches Gehalt nebst freier Wohnung — für einen verheirateten Mann, der eine Frau und drei Kinder zu ernähren hatte, — entschieden eine sehr geringe Besoldung. Trotz alledem hielt er in seiner Stellung aus bis zu seiner im Jahr 1857 erfolgten Pensionierung. An seine Stelle trat — freilich nur auf kurze Zeit — sein Sohn Peter, der Veterinärmedizin studiert hatte. Ernst Humburg, der Vater, starb im Mai 1858, also bald nach der Pensionierung, in den dürftigsten Umständen, sodass der Sohn Peter sich genötigt sah, die Universität um Mittel zur Beerdigung seines Vaters zu bitten.

Litterarische Leistungen hat Ernst Humburg nicht aufzuweisen. (Auffallenderweise fehlt in dem Lebensabriss des genannten Ernst Humburg näheres darüber, wo er erzogen worden, wo er studiert und seine Prüfungen abgelegt hat.)

9. Peter Wassiljewitsch Dudarew (1839—1840). (IV. Bericht in den Ergebnissen, IX. Bd. 1899, pag. 531, Nr. 15.)

10. Wilkomirski, Hippolyt Ossipowitsch (1850—1874). (III. Bericht in den Ergebnissen, VII. Bd. 1897, pag. 548, Nr. 5.)

11. Popow, Mitrofanow Alexejewitsch (1874—1888). (III. Bericht in den Ergebnissen, VII. Bd. 1897, pag. 552, Nr. 9.)

12. Bjeloussow, Alexei Konstantinowitsch (1889—1897). Bjeloussow ist geboren im Jahre 1848 im Kreis Isjum (Gouv. Charkow) als Sohn eines Edelmanns, besuchte das Gymnasium in Charkow, studierte zuerst vier Jahre Jurisprudenz und ging darauf zum Studium der Medizin

über, das er in Charkow begann und in Kiew beendigte. Zu Ende des Jahres 1875 legte er das Examen eines Arztes ab, war kurze Zeit Ordinator am städtischen Krankenhaus, bis er 1877 von dem damaligen Professor Wagner als Prosektorgehülfe angestellt wurde, in welchem Amt er 11 Jahre verblieb. Während des Lehrjahres 1887/88 befand sich Bjeloussow im Ausland, besuchte die anatomischen Institute in Deutschland und Frankreich und arbeitete in der zoolog. Station in Villafranca. — 1888 wurde Bjeloussow zum Prosektor ernannt. Erst im September 1889 erwarb er sich den Doktorgrad — Krankheit und andere Umstände hatten ihn bisher daran gehindert — und konnte sich nun 1890 habilitieren und im Jahre 1892, unmittelbar nach dem Tode seines Chefs Wagner anatomische Vorlesungen halten. Im Jahr 1895 wurde Bjeloussow zum ausseretatmässigen ausserordentlichen Professor der Anatomie (d. h. ohne Gehalt) ernannt, und rückte endlich, als Popow ausschied, in die Stelle eines wirklichen ausserordentlichen Professors ein. Unter den litterarischen Arbeiten Bjeloussows sind hervorzuheben: „Eine neue Methode der Injektion anatomischer Präparate vermittelt kalter Massen“ (Archiv für Anat. Physiol. 1885); „Materialien zur Anatomie der Gefässnerven“. Charkow 1889. 53 pag. mit 22 Figuren. Doktor-Dissertation. Ein seltener Fall von Kommunikation des linken Vorhofs mit der Einmündung der Vena coronaria cordis (Schriften der Charkower Universität 1893. 3. Buch. pag. 221—223); „Bemerkungen über die medizinische Ausbildung in Frankreich“. Sammelband zur Feier der 30jährigen Lehrthätigkeit Popows. Charkow 1897. pag. 236—253.

13. Josifow, Gordei Maximowitsch, geb. 3. Januar 1870 in Wladikawkas, bezog nach Absolvierung des Gymnasiums in Wladikawkas die Universität Charkow, studierte Medizin von 1889—1894, legte das Examen eines Arztes ab und wurde sofort als Prosektorgehülfe angestellt. 1897 wurde er, gleichzeitig mit der Ernennung Bjeloussows zum Professor, zum Prosektor ernannt. Am 18. November 1899 erwarb Josifow sich den Doktorgrad durch Verteidigung der Dissertation: „Zur Frage nach den Nerven der Gland. thymus“ (cf. IV. Bericht in den Ergebnissen, IX. Bd. 1899, pag. 631, Nr. 90).

III. Prosektorgehülfen.

1. Ernst Humburg (1837—1857) siehe oben.
2. Peter Humburg (1858—1866), der Sohn des ersteren, geb. 1830, widmete sich dem Studium der Veterinär-Medizin, absolvierte die Veterinärschule und wurde danach am anatomischen Institut angestellt. Er war ein sehr geschickter Arbeiter und machte sehr gute Präparate, hatte auch das Bestreben, sich weiter zu bilden, insofern er medizinische

Vorlesungen hörte, aber bereits 1864 erkrankte er an der Schwindsucht, 1866 starb er in solcher Dürftigkeit, dass die Universität ihn beerdigen lassen und seine Schulden bezahlen musste.

3. Hahn, Fedor Wassiljewitsch (1866—1867). (III. Bericht in den Ergebnissen, VII. Bd. 1897, pag. 549, Nr. 6.)

4. Popow, Mitrofanow Alexejewitsch (1867—1872).

5. Berg, Leonid Hieronymowitsch (1872), trotz seines deutschen Namens orthodoxer Konfession, Sohn eines russischen Edelmanns, wurde 1844 geboren, studierte anfangs Jurisprudenz, dann Medizin in Charkow, 1867 legte er die Prüfung eines Arztes ab, beschäftigte sich in St. Petersburg unter den Professoren Iljinsky und Rudnew mit pathologischer Anatomie, trat 1870 die Stelle eines Arztes in Astrachan an, und siedelte schliesslich im Januar 1872 nach Charkow über, um während der Abkommandierung des Dr. Popow die Pflichten eines Prosektorgehilfen zu erfüllen. Berg machte 1876 das Doktorexamen und wurde 1884 Privatdozent für Kinderkrankheiten.

6. Morosow, Paul Iwanowitsch (1872—1877), absolvierte im November 1872 das Arztexamen cum eximia laude und wurde bald darauf angestellt; im Jahr 1875 wurde er zum Dr. med. promoviert und 1877 zum Dozenten für Chirurgie ernannt. Er war eine kurze Zeit ausserordentlicher Professor der chirurgischen Operationslehre in Charkow und ist gegenwärtig ordentlicher Professor der Chirurgie an der Universität Kiew.

Die litterarischen Arbeiten Morosows sind chirurgischen Inhalts.

7. Bjeloussow, A. Konstant. (1877—1889), siehe oben 12.

8. Kondakow, Nikolas Michejewitsch (1889—1894), geb. 3. Dezember 1858 in Timoschewka (Gouv. Taurien), besuchte das Gymnasium in Charkow bis 1878, studierte Medizin ebendasselbst und bestand 1885 das Examen eines Arztes. Er beschäftigte sich danach sehr bald, zunächst privatim, mit anatomischen Arbeiten und wurde 1889 zum Prosektorgehilfen ernannt. — Er legte auch die Prüfung auf den Grad eines Doktors ab, sollte dann zu weiterer Vervollkommnung in der Anatomie ins Ausland abkommandiert werden, doch erkrankte er schwer und musste seine Entlassung nehmen, seither lebt er auf dem Lande im Gouv. Taurien.

9. Josifow, Gordei Maximowitsch (1895—1897), siehe oben 13.

10. Popow, Alex. Alexejewitsch (von 1897 ab). A. A. Popow ist in Charkow 1869 geboren, ebendasselbst erzogen, hat ebenda Medizin studiert und 1894 das Examen eines Arztes bestanden; war anfangs Assistent in der chirurgischen Hospitalklinik und trat 1897 als

Prosektorgehülfe in das anatomische Institut ein. Am 2. März 1900 wurde er nach Verteidigung seiner Dissertation (Anatomische Untersuchungen über die Insertion der Sehnen des M. tibialis posterior des Menschen) zum Dr. med. promoviert. (Ein Referat über die Dissertation findet sich im IV. Bericht der Ergebnisse, Bd. IX, 1899, pag. 572—574, Nr. 45.)

Ausserdem hat Popow Notizen über ein weibliches Skelet aus der Bronzezeit und über die Ossifikation des Atlas veröffentlicht. Beide Abhandlungen sind mir nicht zugegangen.

4. **Tschaussow**, M. D.-Warschau (4), hat bei Gelegenheit der Eröffnung eines neuen anatomischen Instituts in **Warschau** einen — leider sehr kurzen — Abriss der Geschichte des anatomischen Unterrichts in Warschau mitgeteilt. Die polnisch geschriebenen Quellen zur Geschichte der Universität und des medizinischen Unterrichtes in Warschau sind hier in Deutschland sehr schwer zugänglich, deshalb sind auch die kurzen Mitteilungen Tschaussows von grossem Interesse. Ich muss nur von vornherein darauf aufmerksam machen, dass ich in betreff der Namen der zu nennenden Gelehrten keineswegs sicher bin. Die Transskription russisch-polnischer Namen unterliegt grossen Schwierigkeiten.

Ehe in Warschau eine eigentliche Lehrkanzel für Anatomie errichtet wurde, gab es im XVIII. Jahrhundert zwei Schulen: eine anatomische und eine chirurgische. Die anatomische Schule wurde im Jahr 1736 durch einen Arzt Augusts III., Lelhöfel, den Verfasser einer Abhandlung de frictione, errichtet. Lelhöfel war Chirurg, er lehrte als Arzt die Chirurgie und Anatomie; zum Unterricht in der Anatomie war ein anatomisches Theater erbaut. Hier wurde in Warschau die erste Leichenöffnung vorgenommen. Ob die Leichenöffnung zum Zweck des Unterrichtes stattgefunden oder zur Feststellung der Todesursache, darüber hat sich nichts ermitteln lassen. Es hat sich nicht einmal ermitteln lassen, in welcher Strasse Warschaus diese anatomische Schule lag, es heisst in der Gegend „Podwal“. Eine chirurgische Schule wurde später, 1780, bei dem Hospital St. Lazarus durch die Ärzte Stoll, Dsjarkowski, Gnatkewicz eingerichtet. Der Zweck der Schule war die Ausbildung von Militärchirurgen. Auch Anatomie wurde gelehrt von Mark Cambon (oder Kambon), früher Prosektor in Krakau, Verfasser einer Abhandlung über die Muskeln (Krótka myologia, Warschau 1795).

Bemerkenswert ist, dass in der anatomischen Schule zu Warschau

die Sektionen nicht lange gemacht werden konnten. Die Bevölkerung äusserte ihren Unwillen über die Sektionen, und die Schule wurde geschlossen.

Erst im Jahre 1809 infolge einer Anregung durch den Gelehrten Staschiz (?) unter der Beihülfe der Ärzte Brandt, Tschekersky, Dsjärkowsky und Wolf, kam eine Einrichtung zustande, die an eine medizinische Fakultät erinnerte: Wydział Akademiko-lekarski. Nach etwa 7—8 Jahren wurde diese Einrichtung in den Bestand der Warschauer Universität, der sog. Alexander-Universität, aufgenommen. Die Alexander-Universität wurde 1816/17 eröffnet und 1830 geschlossen.

In der Wydział Akademiko-lekarski wurde am 15. November 1809 der Unterricht in der Akademie eröffnet durch Dr. Brandt, der eine Abhandlung über Osteologie und Syndesmologie verfasste und das Anatomische Lehrbuch Hildebrands ins Polnische übersetzte. Brandt war 1777 geboren, unterrichtete bis 1818 und starb 1838. Brandts Nachfolger war der ehemalige Professor der Anatomie und Physiologie an der Universität zu Krakau, Stummer (geb. 9. Juli 1784, gest. 1845), der von 1818—1821 lehrte. Auf ihn folgte Professor Rolinski (geb. zu Lemberg 1776, gest. 1839), der bis zur Aufhebung der Universität 1830 in seinem Amte blieb. Ein anatomisches Museum ist etwa 7 Jahre nach Eröffnung der Schule durch Stummer begründet; damals bestand die Sammlung aus 240 trockenen und wächsernen Präparaten; auch praktische Übungen an Leichen fanden damals, freilich in beschränktem Masse, statt. Im Jahre 1830, infolge der Bemühungen Rolinskis, besass das Museum schon 2000 Präparate, freilich darunter auch viel pathologisch-anatomische.

Das alte anatomische Institut und das anatomische Museum befanden sich in der Jesuitenstrasse im Hause der heutigen Realschule, und blieben daselbst bis zur Schliessung der Universität 1830.

26 Jahre ruhte in Warschau der medizinische Unterricht. Erst 1857 wurde in Warschau eine medico-chirurgische Akademie, ähnlich wie in St. Petersburg, gegründet und 5 Jahre später, 1862, ging die Akademie in den Bestand der Hauptschule über, bis 1869 die „Hauptschule“ in die gegenwärtige „Universität“ umbenannt wurde. Auf das anatomische Unterrichtswesen hatten die äusserlichen Bezeichnungen keinen Einfluss.

Das Anatomische Institut blieb in der Jesuitenstrasse; der Raum daselbst war so eng und die Zahl der Studierenden so gross, dass man die Zuhörer in zwei Gruppen teilen musste und für jede Gruppe einzeln

die Vorträge halten. Im Jahr 1857 wurde das Haus „Staschil“, in dem später das erste Knaben-Gymnasium untergebracht war, zum anatomischen Institut eingerichtet. Aber die Unterrichtsräume erwiesen sich auch hier als unzweckmässig und eng, nur das Museum war zweckmässig aufgestellt; aber gerade dieser Raum sollte zu anderen Zwecken benutzt werden und das Museum musste verlegt werden. Im Schloss Kasimirs (Palac), wo die erste Universität ihr Unterkommen gefunden hatte, wurden die Räume der alten Bibliothek dem anatomischen Museum zugewiesen. Das war selbstverständlich für die Gegenstände des Museums sehr unzweckmässig, aber bald wurden die Sammlungen wieder entfernt und im benachbarten Flügel des Schlosses aufgestellt, doch auch nur auf kurze Zeit.

Es wurde allendlich beschlossen, die Institute für normale Anatomie, für pathologische Anatomie und für gerichtliche Medizin in die Strasse „Sgoda“ zu verlegen; es waren kleine, enge, unzweckmässige Räume, — das Museum wurde in einem besonderen, in aller Eile errichteten Nebenbau aufgestellt. Zu den genannten drei Lehrkanzeln (Instituten) kam später noch die Lehrkanzel für chirurgische Anatomie und der Unterricht in Operationsübungen hinzu.

Den ersten anatomischen Unterricht an der neugegründeten medico-chirurgischen Akademie (1857) gab Ludwig Neugebauer, ein sehr gelehrter Arzt und ausgezeichneter Geburtshelfer, aber kein Anatom; (geb. 6. Mai 1821, studierte in Dorpat und Breslau, gest. 1890). Neugebauer trat schon 1859 den Unterricht ab an L. Hirschfeldt, den Verf. der berühmten Neurologie. Hirschfeldt, geb. in Warschau 1814, gest. 1876, hatte in Paris studiert, war ein ausgezeichneter und fleissiger Forscher, der bis 1875 lehrte.

Schon 1862 war die Lehrkanzel der Anatomie in zwei Teile getrennt worden, in die theoretische und praktische Anatomie. Während Hirschfeldt den theoretischen Unterricht behielt, wurde der praktische anatomische Unterricht dem Dr. Pilzitzky übergeben. — Hervorzuheben ist, dass die hervorragendsten Chirurgen der Warschauer Universität fast alle ihre Studien eine Zeitlang am anatomischen Institut begonnen haben. Der spätere Professor der Chirurgie Korschenewski war eine Zeitlang Prosektor der Lehrkanzel für theoretische Anatomie, ebenso J. J. Kossinski und Krajewski, Jaschtschinski, Wassiljew u. a.

5. J. W. Ingenizky, geb. 1863, gest. 1900, war Assistent des zoolog. Instituts der Mil. med. Akademie in St. Petersburg, ein Zögling der Universität Warschau, Entomolog, Verfasser einer grossen Anzahl von

Arbeiten über Anatomie und Systematik der Orthopteren (Acridia, Libellulidae). Ein Verzeichnis der Arbeiten ist abgedruckt in den Nachrichten der Mil. med. Akademie zu St. Petersburg, 1900. Nr. 2.

6. Einen Nekrolog des kürzlich verstorbenen Botanikers Johann Klinger in St. Petersburg (Nr. 6) liefert Tanfiljew.

Klinger wurde am 20. März 1851 in Dorpat geboren, besuchte daselbst das Gymnasium und bezog nach Abschluss seiner Schulzeit 1872 die Dorpater Universität, um Naturwissenschaften, insonderheit Botanik, zu studieren. Er erwarb sich 1879 den Grad eines Magisters, 1886 den Grad eines Doktors der Botanik; er war eine kurze Zeitlang als Lehrer am Dorpater Gymnasium angestellt, dann habilitierte er sich für Botanik und hielt regelmässige Vorlesungen. Im Jahr 1895 wurde er nach St. Petersburg an den Botanischen Garten berufen. Er erhielt hier zunächst die Stellung eines Bibliothekars, dann verwaltete er seit 1896 die Samen-Versuchsstation; — 1899 wurde er zum Ober-Botaniker ernannt — doch nur kurze Zeit war es ihm vergönnt, in dieser angesehenen und einflussreichen Stellung zu leben. Er war ein ausserordentlich fleissiger Forscher und Schriftsteller, in dem Nekrolog findet sich ein vollständiges Verzeichnis der Schriften Klingers, von denen viele sich mit dem mikroskopischen Bau der Pflanzen beschäftigen.

7. S. J. Korschinsky, ausserordentlicher Akademiker für Botanik in St. Petersburg (Nr. 7) geb. in Astrachan 29 August 1861, gest. 18. November 1900. Ein Verzeichnis seiner zahlreichen Arbeiten ist dem von Faminzin verfassten ausführlichen Nekrolog beigelegt.

A. O. Kowalewsky (Nr. 8) wurde im Jahre 1840 geboren und trat nach gehöriger Vorbildung zunächst in das Institut der Ingenieure für Wege-Bauten, ging aber schon 1859 in die Universität zu St. Petersburg über. Jedoch bald verliess er Russland und wandte sich nach Deutschland, studierte eine Zeitlang in Heidelberg, später in Tübingen, wo er Leydigs und Luschkas Vorlesungen hörte. Nach Russland zurückgekehrt, bestand er im Jahre 1862 das naturwissenschaftliche Schluss-examen, um dann abermals seine Studien im Ausland fortzusetzen. Kowalewsky beschäftigte sich anfangs mit Chemie und erst später mit Zoologie. Seine erste zoologische Arbeit ist die Untersuchung der Entwicklung des Amphioxus lanceolatus; er benutzte dieselbe, um 1865 nach Ablegung eines Examens den Grad eines Magisters der Zoologie zu er-

halten; zwei Jahre später erwarb er sich durch Verteidigung einer anderen Dissertation „Über Entwicklung der Phoronis“ den Grad eines Doktors der Zoologie. Kowalewsky wurde zunächst Konservator des zoologischen Museums an der Universität zu St. Petersburg, dann Professor der Zoologie in Kasan, später in Kiew, zuletzt in Odessa. Von hier aus erhielt er 1890 den Ruf an die Akademie der Wissenschaften zu St. Petersburg. Er folgte gern der Berufung, siedelte nach St. Petersburg über, und übernahm hier daneben noch die Professur für Histologie, gab aber bald die Lehrthätigkeit auf, um sich ganz der wissenschaftlichen Thätigkeit an der Akademie widmen zu können. Er starb plötzlich am 9. November 1901.

Die ersten Arbeiten Kowalewskys beziehen sich — abgesehen von der Bildungsgeschichte des Amphioxus — auf die Entwicklung der Wirbellosen. Es erregte seine Arbeit über die Ascidien ganz besonders die Aufmerksamkeit der Fachgenossen, insofern er auf die grosse Ähnlichkeit in betreff der Bildungsgeschichte zwischen den Ascidien und dem Amphioxus hinwies, und dadurch den Versuch machte, eine Verbindungsbrücke zwischen Wirbellosen und Wirbeltieren zu schlagen. Später verliess Kowalewsky das Gebiet der Embryologie und wandte sich dem Studium der Sekretions-Organen zu. Er injizierte Karmin-Lösungen und andere Farbstoffe in die Blutgefässe lebender Tiere, und bemühte sich, nachdem die Tiere eine Zeitlang gelebt hatten, durch Untersuchung der Organe festzustellen, auf welchem Wege der Farbstoff aus dem Körper ausgeschieden wurde. Er gelangte zu dem Ergebnis, dass die verschiedenen Farbstoffe bei verschiedenen Tieren durch verschiedene Organe ausgeschieden werden. Wenn man ein Gemisch von Ammoniak-Karmin, Indigo und Tusche einem Wirbeltier in die Blutgefässe einspritzt, so wird der Karmin in den Malpighischen Knäueln der Nieren, der Indigo-Karmin durch die Harnkanälchen, die Tusche durch die Leukocyten der Lymphorgane ausgeschieden.

Vor allem aber liegen Kowalewskys Verdienste doch auf dem Gebiete der Wirbellosen. Ihm gebührt die Entdeckung der *Coeloplana Metschnikow*; er hat zuerst eine genaue Beschreibung des *Balanoglossus* geliefert; er hat zuerst das Männchen von *Bonellia viridis* (einer Gephyrea), das in der Speiseröhre des Weibchen schmarotzt, genau erkannt. Besonders bemerkenswerte Untersuchungen hat Kowalewsky in der letzten Zeit in betreff der Blutegel und ihrer Befruchtung angestellt. Er hat aber auch über Mollusken, Insekten und Würmer interessante Arbeiten veröffentlicht.

Das letzte Jahr seines Lebens war Kowalewsky in Anspruch

genommen durch die Gründung und Einrichtung des biologischen Laboratoriums in Sewastopol.

Kowalewsky war nicht nur ein hervorragender Gelehrter, sondern auch ein ausgezeichnete Mensch: er überraschte jeden durch seine ungewöhnliche Bescheidenheit und Milde.

9. Eduard Lindemann, Arzt und Botaniker (Nr. 9), geb. 13. Juni 1825 zu Mitau, woselbst sein Vater Lehrer der alten Sprachen und der Naturwissenschaften am Gymnasium war, studierte Medizin an der mediko-chirurgischen Akademie in St. Petersburg, wurde Dr. med., war 40 Jahre Militär-Arzt; daneben beschäftigte er sich sehr erfolgreich mit botanischen Studien, hat viele Abhandlungen botanischen Inhaltes verfasst. Im Jahre 1877 ernannte ihn die Neurussische Universität Odessa zum Doktor der Botanik honoris causa. Er starb in Kischinew am 9. Juli 1900, im Alter von 75 Jahren.

12. J. M. Sibirjakow (Nr. 12). Wenn wir hier dieses Mannes gedenken, der, genau genommen, weder ein Gelehrter noch ein Naturforscher war, so geschieht es, weil er, der nicht imstande war, selbstthätig durch eigene Untersuchungen die Wissenschaft zu befördern, ausserordentlich viel dafür gethan hat, dass anderen Personen Gelegenheit geboten wurde, wissenschaftlichen Bestrebungen zu dienen. Sibirjakow ist der Gründer und Förderer des von Leshaf's kundiger Hand geleiteten biologischen Laboratoriums in St. Petersburg. (Man vergleiche den IV. Bericht der Ergebnisse der Anatomie, Bd. IX, 1899. Wiesbaden 1900, pag. 534/5.) Leshaf widmet seinem Schüler einige Worte dankbarer Erinnerung.

Innokenty Michailowitsch Sibirjakow wurde 1860 in Sibirien im Schosse einer ausserordentlich reichen Familie geboren; hier erhielt er seine erste Erziehung. Er trat dann in ein Privatschulhaus, das heute von J. G. Turewitsch geleitet wird. Er lieferte die Mittel zum Bau des Hauses, in dem das Gymnasium jetzt untergebracht ist. Er beschäftigte sich sehr gern mit Musik und zeigte für alle künstlerischen Erzeugnisse grosses Interesse. Nach Beendigung des Gymnasialkurses wurde er Student der St. Petersburger Universität, aber blieb es nur ein Jahr. Der Universitätsunterricht befriedigte ihn nicht, er beschloss, privatim der Naturwissenschaft sich hinzugeben. Mit grossem Eifer hörte er drei Jahre lang nur die Vorlesungen über menschliche Anatomie; er fehlte in keiner Vorlesung, war bei den Sektionen gegenwärtig, beschäftigte sich eifrig mit Studien am Mikroskop —

aber weder zu Hause noch im Gymnasium hatte er gelernt, selbstständig zu arbeiten. Er konnte lange und geduldig den Arbeiten anderer folgen, aber selbständig etwas zu vollbringen gelang ihm nicht. Er war aber so sehr für das Studium der Naturwissenschaften eingenommen, dass er seinem Lehrer Professor Leshaft 200 000 Rbl. (ca. 400 000 Mk.) zur Gründung eines Instituts schenkte, wo ein jeder ohne Rücksicht auf Geschlecht und Alter sich den Naturwissenschaften widmen konnte. (Infolgedessen wurde das Biologische Laboratorium gegründet, zu dessen Unterbringung der hochherzige Stifter später noch ein Haus hergab.)

Innokenty Michailowitsch Sibirjakow fühlte sich infolge seiner Unfähigkeit zu arbeiten sehr gedrückt: er war ein sehr reicher Mann und kannte keine materielle Not. Er hatte aber nie gelernt, selbst Hand an etwas zu legen, er hielt die Hände in den Taschen und brauchte sie nie; er konnte sich nie entschliessen, ein Präparat oder eine Sache selbst anzugreifen, er begnügte sich damit, alles zu sehen, zu betrachten. Er hielt sich für unfähig zu jeglicher physischer Thätigkeit.

Aber er war ausserordentlich freigebig, er unterstützte durch reiche Mittel Krankenhäuser, Volksschulen, die höheren weiblichen Kurse und Leihbibliotheken. Er unterstützte die ostsibirische Sektion K. Russ. Geograph. Gesellschaft in Sibirien (Irkutsk), indem er Mittel bewilligte zur Ausrüstung von Expeditionen, um Land und Leute Sibiriens zu erforschen. Er opferte reichliche Mittel zur Verbesserung der Lebensweise der Arbeiter in den Goldbergwerken Sibiriens, er stiftete Stipendien für arme Studierende, errichtete ein Waisenhaus, und liess auf seine Kosten fremde wissenschaftliche Werke ins Russische übersetzen.

Die Hoffnung auf seine eigenen Kräfte und Fähigkeiten zu wissenschaftlicher Arbeit gab er endlich auf; er dankt in einem Briefe seinem Lehrer Leshaft und spricht die Ansicht aus, dass das Leben des Menschen darauf gerichtet sein soll, sich selbst auszubilden und zu vervollkommen. Das Reich der Wissenschaft sei nicht für jeden zugänglich, deshalb wähle er den Weg des Glaubens und hoffe in der Religion die Befriedigung zu finden. Von nun an gab er allen und jedem, der etwas von ihm wollte, er gab Geld zum Bau von Klöstern und Kirchen; schliesslich trat er auch in das Andreas-Kloster auf dem Berge Athos ein. Hier ist er am 9. November 1901 gestorben.

II. Anatomische Institute. Anatomische Technik.

14. Wwedensky-Tomsk (Nr. 14) berichtet über seine Abkommandierung zum Besuch der anatomischen Institute in Russlands und des Auslandes. In Tomsk sollte ein anatomisches Institut erbaut werden, und in Rücksicht darauf hatte die Regierung Herrn Wwedensky als dem stellvertretenden Lehrer für Anatomie den Auftrag gegeben, möglichst viel Institute im In- und Auslande sich anzusehen und geeignete Vorschläge zu einem Neubau zu machen. Die vorliegende Abhandlung bildet den Bericht über die Ergebnisse der Studienreise.

Es werden der Reihe nach beschrieben die anatomischen Institute St. Petersburg, Königsberg, Breslau, Jena, München, Strassburg i. E., Berlin, Leipzig, Halle, Basel, Genf, Zürich und Bern. Hervorzuheben ist, dass die Pläne der meisten Institute der Beschreibung beigelegt sind. Den Schluss machen allgemeine Bemerkungen über die Art und Weise, wie das neue Institut in Tomsk aufgebaut werden soll.

15. F. Stephanin (Nr. 15) giebt eine genaue Schilderung der „Lernsammlung“ des Kiewschen Anatomischen Instituts. Es ist dasselbst seit kurzer Zeit nach dem Beispiel von Dorpat (Rauber), Breslau (Hasse), Basel (Kollmann) eine solche Lernsammlung eingerichtet, damit die Studenten Gelegenheit haben, neben den Vorlesungen und den Präparierübungen noch anatomische Studien zu machen.

16. Frau A. Krassuskaja (Nr. 16) liefert eine Übersicht über die verschiedenen Methoden, die Korrosionspräparate anzufertigen. In dem vorliegenden (ersten) Aufsatz bespricht sie nur die aus Kolophonium zusammengesetzten Massen. Inwieweit der Verfasserin eigene Untersuchungen zu Gebote stehen, d. h. inwieweit sie selbst eigene Erfahrungen auf dem Gebiet der Injektion gesammelt hat, geht nicht deutlich hervor; ich bin geneigt, die Abhandlung für eine Zusammenstellung der bisher bekannt gewordenen Methoden zu halten.

Die Verfasserin knüpft an Hyrtls berühmtes Buch „Die Korrosionsanatomie“ (1873) an und bespricht 1. die Zubereitung der Masse (Kolophonium, Wachs u. s. w.); 2. die Färbung der Masse; 3. die Injektionsinstrumente; 4. das Halten der Präparate bei der Injektion; 5. die Injektion; 6. die Korrosion; 7. das Auswaschen; 8. das Lakieren des Präparates; 9. die Aufstellung.

Ein kurzer Auszug lässt sich nicht geben.

17. St. Hilaire, Konservator des anatomisch-histologischen Kabinetts der K. Universität zu St. Petersburg, berichtet (Nr. 17) über seine Reise zu wissenschaftlichen Zwecken — eine sog. Abkommandierung, vom 10. April 1898. — Diese Berichte, die nur Rechenschaft geben sollen von der Beschäftigung der Abkommandierten, bieten in ihrem oft sehr unbefangenen Urteil über nichtrussische Universitäten mancherlei Interesse. Dr. St. Hilaire besuchte in Berlin die beiden anatomischen und zoologischen Institute nur flüchtig, weil er nach Marburg wollte, um sich bei Prof. Kossel mit dem Studium der Eiweiss-Reaktion zu beschäftigen. Als Ergebnis seiner Studien veröffentlichte er „Über einige mikrochemische Reaktionen“ (Zeitschrift für Phys. Chemie, Bd. XXVI, Heft 1—2. Nach Schluss des Sommer-Semesters wandte St. Hilaire sich nach England (Cambridge, London), machte einen vergeblichen Versuch, an der russ. zoolog. Station in Villa franca zu arbeiten: infolge der grossen Hitze waren die Seetiere ausserordentlich spärlich. Am 1. Oktober traf er in Neapel ein; er untersuchte hier den Bau und die Funktionen der Speicheldrüsen der Mollusken und sammelte verschiedene Materialien zu weiteren Arbeiten. Im April 1899 verliess er Neapel, um über München nach Erlangen zu gehen. In München stattete er dem anatomischen wie zoologischen Institut einen kurzen Besuch ab. — St. Hilaire hatte die Absicht, in Würzburg im zoologischen Institut unter Leitung des Professors Boveri zu arbeiten. Er musste aber davon abstehen, weil Prof. Boveri ihn nicht in das Laboratorium aufnahm. Er begründete die Ablehnung sowohl durch seine Überhäufung mit offizinellen Arbeiten als Dekan der philos. Fakultät, als auch dadurch, dass die von St. Hilaire vorgeschlagenen Themata seinen speziellen Studien fern lägen. St. Hilaire bat den Prof. Boveri, er solle ihm ein Thema vorschlagen, doch darauf ging Prof. Boveri nicht ein. — Er fand dann Aufnahme im Laboratorium des Professors v. Koelliker, studierte hier unter Heidenhains lebenswürdiger Leitung die verschiedensten Methoden der Härtung und Färbung der Gewebe und schied vollkommen befriedigt aus Würzburg.

Dann nahm er Teil an der Versammlung der Anatomischen Gesellschaft in Tübingen. Bei dieser Gelegenheit lernte St. Hilaire das anatomische Institut kennen, das er ausserordentlich lobt: Das Institut mache einen angenehmen Eindruck durch seine Sauberkeit, sehr bequem seien die Säle für die anatomischen und histologischen Arbeiten; sehr interessant sei der nach neuester Methode erbaute Kälte-Raum zur Aufbewahrung der Leichen. Das Institut besitzt — schreibt St. Hilaire — eine gute und mannigfaltige Demonstrations-Sammlung; ausgezeichnet

sind unter den neueren Präparaten insbesondere die auf die Anatomie des Ohres bezüglichen.

Im Mai 1899 siedelte St. Hilaire nach Kiel über, wo er im Laboratorium des Prof. Flemming freundlichste Aufnahme fand. Er beschäftigte sich hier mit der Frage nach dem Ursprung der Dotter-Elemente in den Eiern der Würmer, Mollusken und anderer Tiere. Die Arbeit konnte aus Mangel an Zeit nicht beendet werden.

Auch das zoologische Institut wurde besucht; ausserdem nahm St. Hilaire an den Exkursionen Teil, die Professor Brandt fast allwöchentlich mit seinen Studenten veranstaltete, um die Fauna der Kieler Meeresbucht kennen zu lernen.

Von Kiel aus besuchte St. Hilaire Frankfurt, Heidelberg und Leipzig, woselbst ihn die Sammlungen Prof. Chuns sehr interessierten, ferner Jena. Von Jena hat der Verf. wenig zu melden: Ich besuchte in Jena das zoologische Institut, welches übrigens nichts Besonderes enthält; gut ist nur die Vogel-Sammlung des Prof. Kükenthal.

Dann stattete er der Stadt Hamburg eine Visite ab, um die dortigen naturwissenschaftlichen Sammlungen kennen zu lernen.

Schliesslich erzählt der junge Forscher, wie auf deutschen Universitäten die praktischen Übungen in der Histologie geleitet werden; er hat insbesondere hier die praktischen Kurse des Prof. Hertwig (Berlin) im Auge.

IIIa. Osteologie.

19. G. A. Adelphi-Dorpat (Nr. 19) beschreibt vier Fälle, in denen das Vorkommen sogenannter Halsrippen gleichzeitig mit gewissen abnormen Verhältnissen im unteren Thorax-Abschnitt festgestellt werden konnte.

Der Verf. ist der Ansicht, dass die sog. Halsrippen, die wiederholt beobachtet und beschrieben worden sind, mit Unrecht ihren Namen tragen. Die Bezeichnung sei nicht zweckentsprechend, denn dadurch werde die Vorstellung erzeugt, als ob diese Rippen prinzipiell allen übrigen sog. Brustrippen gegenüberständen. Ein solcher Gegensatz aber existiert nicht. Auch die sog. Halsrippen sind unzweifelhaft Brustrippen, denn in gewissen Fällen vereinigen sie sich direkt mit dem Brustbein. Aber auch in allen solchen Fällen, in denen jene Halsrippen nicht das Sternum erreichen, müssen sie als Teile des Brustkorbs angesehen werden, also wie die Rippen der unteren Wirbel (XV – XIX), welche auch nicht bis zum Brustbein reichen.

Man soll, schlägt der Verf. vor, von der Bezeichnung Halsrippen in der Anatomie des Menschen ganz absehen und soll nur unterscheiden: *Costae sternales* und *Costae asternales*, d. h. solche Rippen, die das Brustbein erreichen und solche, die es nicht erreichen.

Costae asternales (ich weiss kein deutsches Wort dafür), sind bei Säugetieren grösstenteils am hinteren Thorax-Ende zu finden, bisweilen auch am vorderen, wie beim Faultier, ausnahmsweise auch bei anderen.

Costae asternales finden sich beim Menschen nicht nur am 7. (Hals-)Wirbel; es kommt auch ausnahmsweise vor, dass die Rippe des 8. Wirbels (1. Brustwirbel) rudimentär bleibt und das Brustbein nicht erreicht. In folgendem Falle gehört das erste Paar der *Costae sternales* (eigentliche Brustrippen) dem 9. Wirbel (2. Brustwirbel) zu. Daraus folgt, dass die obere Grenze des Brustkorbes beim Menschen nicht beständig ist, sie ist schwankend.

Die untere Grenze des Brustkorbes schwankt noch häufiger. Nach der allgemeinen Auffassung giebt es 12 Rippenpaare, von denen das letzte (dem 19. Wirbel angehörig) etwa dieselbe Länge hat, wie das dem 8. Wirbel zugehörige. In Wirklichkeit haben aber die Rippen des 12. Brustwirbels (19. Wirbels) eine sehr verschiedene Grösse, ja sie können ganz und gar fehlen. In anderen Fällen sind die Rippen recht lang; bisweilen findet sich noch ein freies Rippenpaar am 20. und sogar am 21. Wirbel. (Das sind die sog. Lenden-Rippen. Der Berichterstatter.)

Adolphi meint, dann seien der 20. und 21. Wirbel als die letzten Brustwirbel aufzufassen. Er wirft die Frage auf: Stehen die angegebenen Schwankungen der oberen und der unteren Grenze des Brustkorbes vielleicht in gegenseitiger Beziehung zu einander? Er bezieht sich auf einen von Gruber beschriebenen Fall und auf Grubers Ausspruch, dass die Halsrippen gewöhnlich bei 12 Brustrippen, ausnahmsweise auch bei 11 Brustrippen vorkommen. Er zitiert auch Tschugunows Mitteilungen, nach dessen Ansicht die Grenzen des Thorax die Neigung haben, in der einen oder der anderen Richtung hin von der Norm abzuweichen. Rosenberg-Utrecht hat aber sich dahin geäussert, dass die Veränderungen am oberen und unteren Ende des Thorax nicht stets in gegenseitiger Beziehung stehen.

Adolphi dagegen meint, dass eine beziehungsweise Abhängigkeit in dem von Gruber und Tschugunow bemerkten Sinne doch noch vorhanden ist. Adolphi beschreibt vier in Dorpat beobachtete Fälle. In drei Fällen hatte der 7. Wirbel eine Rippe (Halsrippe, und zwar I.

jederseits eine bewegliche Halsrippe, II. rechts eine Halsrippe und III. links eine Halsrippe); im vierten Fall waren die Rippen des 8. Wirbels (erster Brustwirbel) nur rudimentäre, die nicht bis zum Brustbein heranreichte. Der Verfasser giebt eine sehr genaue Beschreibung der vier Fälle, — der erste Fall ist abgebildet. In diesem Fall ist, wie Adolphi sich ausdrückt, die Lage der oberen Grenze am Brustbein höher als gewöhnlich. (Tschugunow Hinaufrücken der Grenze.) Im Gegensatz dazu ist die untere Grenze verkürzt (nach Tschugunow auch hinaufgerückt). Im dritten Fall erreichte die Rippe des 14. Wirbels (7. Brustwirbels) nicht das Brustbein. In dem ersten und zweiten Fall standen die Rippen des 17. Wirbels (10. Brustwirbels) gleich weit ab vom Rippenbogen. In allen diesen drei Fällen war die Rippe des 19. Wirbels (12. Brustwirbels) sehr verkürzt. Im vierten Falle war der Brustkorb am oberen Ende verkürzt; die Rippen des 8. Paares (1. Brustwirbel) erreichten nicht das Brustbein. Das untere Ende des Brustkorbes ist aber mehr als gewöhnlich entwickelt, nämlich die Rippen des 18. Wirbels (11. Brustwirbels) sind gelenkig mit dem Querfortsatz verbunden; die Rippen des 19. Wirbels (12. Brustwirbels) sind sehr lang, aber der 20. Wirbel hat freie Rippen.

Alle vier Fälle stimmen in einer Hinsicht überein, nämlich in der gegenseitigen Beziehung der beiden Enden des Brustkorbes zu einander; beide Grenzen sind in einer und derselben Richtung hin vorgerückt: in drei Fällen sind beide Grenzen nach oben (kranial), im vierten Fall nach unten (kaudal) vorgerückt.

Auf Grund dieser vier Fälle allein lässt sich freilich die Frage nicht endgültig entscheiden.

20. Weinberg-Dorpat giebt (Nr. 20) eine ausserordentlich fleissige Zusammenstellung einer sehr grossen Anzahl, (315 N. N.) das Gebiet des Knochensystems betreffenden Arbeiten, soweit dieselbe anthropologisch bemerkenswert sind. Zu einem Auszuge selbstverständlich ungeeignet.

21. Tschugunow-Tomsk (N. 21) hat die Ossicula Kerkringii einer erneuten sehr genauen Untersuchung unterworfen. Nach einer sehr genauen und sorgfältigen, bis in die neueste Zeit fortgeführten litterarischen Übersicht beschreibt der Verfasser die von ihm beobachteten Einzelfälle, in denen er die Ossicula Kerkringii an den Schädeln von Embryonen, Neugeborenen, Kindern und Erwachsenen gefunden hat. Er untersuchte 4 Kinder im Alter von 1—2 Jahren, 16 Neugeborene

und 20 Embryonen; er kam dabei im allgemeinen zu den bereits bekannten Ergebnissen.

Hervorzuheben sind aber die Mitteilungen über den Befund in betreff der Ossicula Kerkringii an den Schädeln von Kindern, die älter als 2 Jahre, und an Schädeln von Erwachsenen. Der Verfasser beschreibt sehr ausführlich 23 Fälle, in denen entweder ein deutliches Ossiculum Kerkringii oder wenigstens eine Spur desselben (an Schädeln von Erwachsenen) sichtbar und deutlich erkennbar waren. Die Beschreibung kann nicht wiederholt werden — ich verweise auf die Abbildungen 7, 8a u. b, 9a u. b.

Die Ergebnisse der Untersuchung sind:

1. Das Ossiculum Kerkringii ist ein nie fehlender Bestandteil der Hinterhauptsschuppe. Es tritt auf beim 4monatlichen Embryo als ein besonderer Knochenkern, verschmilzt in der Mehrzahl der Fälle sehr schnell mit dem unteren Rande der Schuppe und bildet somit den Processus Kerkringii.

2. Beim Neugeborenen wird das Ossiculum Kerkringii durch die medialen Ränder der mit einander verwachsenden Hälfte der Hinterhautschuppen an die vordere (innere) Fläche der Schuppen gedrängt und bleibt hier; dabei teilt es den Boden der Fossa mediana occipitis in der Mitte des hinteren Randes des Foramen.

3. Als Anomalie kann der Processus Kerkringii auch an Schädeln von Erwachsenen erhalten bleiben — Processus Kerkringii adultorum.

4. Im Falle einer schwachen Entwicklung des Processus Kerkringii findet sich bei Kindern an der betreffenden Stelle ein Einschnitt, den man Incisura Kerkringii nennen sollte.

6. Das Ossiculum Kerkringii spielt bei der Entstehung der Kleinhirn-Brüche keine Rolle; die Gegenwart desselben bei solchen Brüchen ist nur eine Folge der unzureichenden Entwicklung des Schädels oder des Hirnes, aber nicht die Ursache des Cephalocele.

Die beigegebenen 16 Figuren geben sehr gute und deutliche Bilder des Processus Kerkringii bei Kindern und bei Erwachsenen.

III. c) Splanchnologie.

22. Leshaft-St. Petersburg (Nr. 22) setzt seine „allgemeine Anatomie der Organe des vegetalen Lebens“ weiter fort; er bespricht zunächst Magen und Darmkanal der Tiere und des Menschen; dann

die Zähne, den Zahnwechsel, den feineren Bau der Zähne, die Zunge, Os hyoideum, die Zungenbeinmuskeln u. s. w. In einem zweiten Kapitel bespricht er die röhrenförmigen Organe, die nur eine Ausgangs- resp. Eingangsöffnung haben. Leshaft versteht darunter vor allem den Respirations-Tractus, den er zunächst beschreiben wird.

23. N. W. Altuchow-Moskau (Nr. 23) hat eine Anatomie der Zähne des Menschen geschrieben. Altuchow, der neben seiner Stellung als Prosektor am anatomischen Institut der Universität zu Moskau Lehrer der Anatomie an der I. Schule zur Ausbildung von Zahnärzten ist, hat die Notwendigkeit erkannt, seinen Zuhörern ein besonderes Handbuch der Anatomie der Zähne zu überreichen. In russischer Sprache existierte bisher ein solches Handbuch nicht und das, was die geläufigen Lehrbücher der menschlichen Anatomie liefern, ist vielfach für die Zahnärzte zu wenig. — Das mit vielen Abbildungen versehene Büchlein enthält 1. eine genaue Beschreibung der bleibenden Zähne, 2. eine Beschreibung des feinen Baues der Zähne, 3. eine Entwicklungsgeschichte der Zähne mit Einschluss der Lehre vom Milchzahngebiss und Zahnwechsel, ferner eine Beschreibung des Ober- und Unterkiefers, mit besonderer Berücksichtigung der Alveolen, schliesslich 5. eine Aufzählung der hauptsächlichsten Abnormitäten der Zähne. Am Ende steht ein Verzeichnis der einschlägigen Litteratur.

24. Tchassownikow (Nr. 24) untersuchte den Bau und die funktionellen Verschiedenheiten der Zellen der Bauchspeicheldrüse. Er liefert zunächst eine litterarische Übersicht von 1841 (Henle) bis zur Jetztzeit; dann schildert er seine eigenen Untersuchungen. Er benutzte die Bauchspeicheldrüse von Igel, Katze, Frosch, Triton, Salamander und Axolotl; als Härtungsmittel dienten Sublimat, Osmium und Essigsäure, Flemmingsche Flüssigkeit, Hermannsche Flüssigkeit, Heidenhainsche Sublimatlösung, Hämatoxylin. Ein besonderes Kapitel (II, pag. 48—85) ist den Langerhansschen Inseln oder Zellenhaufen gewidmet, ein besonderes Kapitel (III, pag. 84—188) den Ausführungsgängen des Pankreas. Der Autor fasst seine Ergebnisse in folgenden Schlusssätzen zusammen:

1. Das Protoplasma der Zymogen enthaltenden Zellen besteht aus Fäserchen, die in den äusseren Schichten des Zellenkörpers ein dichtes Filzwerk (Spongioplasma) bilden; im Innern der neutralen Zellenmasse bilden die Fäserchen dagegen die Begrenzung von kleinen Räumen, in denen sekretorische Körnchen eingeschlossen sind.

2. Die zymogenhaltigen Zellen liefern die Fermente, die als Bestandteile des Succus pancreaticus gelten: das Trypchin, das amylyolytische und das fettige Ferment; oder es wird von jenen Zellen das Material geliefert, aus denen sich die genannten Fermente bilden; die Zellen secernieren auch während des Hungers der Tiere, aber in geringerer Menge, als während der Verdauung.

3. Das Drüsensekret wird nicht im Körper der Zellen selbst gebildet, sondern entsteht in den Lumen der Drüsentubuli. in den Ausführungsgängen aus den Zymogenkörnchen. Beim Ausscheiden dieser Körnchen aus den Zellen kommt dem protoplasmatischen Gerüst der Zellen die Hauptrolle zu; darauf weisen charakteristische morphologische Veränderungen des protoplasmatischen Gerüsts.

4. Gleichzeitig mit der Ausscheidung der Zymogenkörnchen geht die Bildung neuer vor sich; sie entstehen in den Zwischenräumen des protoplasmatischen Gerüsts. Die Aussenschichten der Zellen des protoplasmatischen Gerüsts sowie die gesamten Bestandteile des Kernes verwandeln sich nicht in Zymogen.

5. An der Bildung der Zymogenkörnchen nehmen die Nebenkernkeine Anteil. Unter den Nebenkernen sind die einen, die sog. „aus den Kernen des Plasmasoma emigrierten“, ohne allen Zweifel ein künstliches Produkt; alle übrigen, sonst nicht bei Säugetieren vorkommenden sind Degenerationen des Zellkörpers oder der Zellkerne. Bei den Kaltblütern (Amphibien), jedoch nicht bei den Säugetieren, findet gleichzeitig mit diesem Degenerationsprozess karyokinetische Vermehrung statt.

6. Die Langerhansschen Inseln sind Epithelzellen, die aus gewöhnlichen zymogenhaltigen Zellen entstanden sind; eine bestimmte Entscheidung über die Bedeutung dieser Inseln ist nicht möglich; es unterliegt keinem Zweifel, dass die Zellen der Inseln an der Bildung des pankreatischen Saftes sich nicht beteiligen. — 7. Als Anfänge der Ausführungsgänge des Pankreas sind anzusehen die feinen sekretorischen Kanälchen, die zwischen den Rändern der Zellen als Spalten erscheinen. Hier findet sich das von den Zellen secernierte Zymogen. 8. Die centro-acinären Zellen sind nicht die innere Auskleidung der Drüsenröhrchen, sondern sind das Epithel der eingeschalteten Kanälchen; sie liegen im Lumen der Drüsenröhrchen infolge einer besonderen gegenseitigen Stellung der Drüsenröhrchen zu den Ausführungsgängen.

26. Mankowski, A. (26) untersuchte im Laboratorium für allgemeine Pathologie unter Leitung des Professors Podwyssotzky die Langerhansschen Inseln des Pankreas. Da der Verfasser einen

kurzen Auszug seiner sehr umfangreichen Dissertation in deutscher Sprache im Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 59, Bonn 1902, unter dem Titel „Über die mikroskopischen Veränderungen des Pankreas nach Unterbindung einzelner Teile und über einige mikroskopische Besonderheiten der Langerhansschen Inseln“, veröffentlicht hat, so kann ich hier von einem Referat absehen.

27. N. M. Kulagin-Moskau (Nr. 27) untersuchte den Bau des Magens und das Blut bei Fledermäusen und Zieselmäusen während des Winterschlafs. Nach einer kurzen litterarischen Übersicht und Schilderung der Methode giebt der Verf. seine Resultate. Toepffer und Nussbaum haben die Magendrüsen der Zieselmaus, Nussbaum diejenigen der Fledermaus beschrieben. Oppel unterscheidet drei Arten von Drüsen. — Der Verf. hat aus seinen Präparaten das Ergebnis gewonnen, dass bei den im Winterschlaf befindlichen Zieselmäusen und Fledermäusen der Unterschied zwischen den verschiedenen Arten von Drüsen, von denen sowohl Oppel wie Nussbaum sprechen, verschwindet. Bei den Zieselmäusen erscheinen die zwei ersten Arten der Drüsen während des Winterschlafes um ein Drittel kürzer als im wachen Zustande; sie sind einander in der Grösse aber gleich. — Die langen Drüsen aber sind anderthalbmal grösser als die beiden ersten Arten. Bei der Fledermaus haben alle Magendrüsen die gleiche Länge.

Ferner hat der Verf. im Gegensatz zu Rollet und Bonnet gefunden, dass der Bau der Drüsen bei den im Winterschlaf befindlichen Zieselmäusen und Fledermäusen ein ganz normaler ist, d. h. es sind sowohl Hauptzellen wie Belegzellen vorhanden. Nach Nussbaum soll das blinde Ende der Drüsen bei Fledermäusen meistens aus Hauptzellen bestehen, zwischen denen Belegzellen eingelagert sind. In dem mittleren Teil der Drüsen dagegen sollen Belegzellen vorherrschen, zwischen denen Hauptzellen liegen. Einige Drüsen sollen einen breiten mittleren Teil besitzen. Nach den Beobachtungen des Verf. ist der Durchmesser aller Drüsen bei der winterschlafenden Fledermaus beinahe gleich: Drüsen mit erweitertem Mittelteil giebt es nicht; eine Regelmässigkeit in der Anordnung der Haupt- und Belegzellen giebt es nicht.

Bei den Zieselmäusen sind zur Zeit des Winterschlafes die Hauptzellen in die Länge gezogen und seitlich zusammengedrückt; das Protoplasma liegt als eine helle körnige Masse um den Kern herum. — Die Kerne sind grösser als bei wachenden Tieren und haben ein körniges Gefüge. Bei den schlafenden Fledermäusen sind die Hauptzellen auch mehr in die Länge gezogen, als es auf der Zeichnung von

Nussbaum bei wachenden Tieren der Fall ist. Der Inhalt der Zellen ist sehr verschiedenartig; entweder homogen hell oder ausschliesslich körnig. — Die Belegzellen sind bei schlafenden Fledermäusen und Zieselmäusen kleiner als bei wachenden Tieren.

Im Blut der wachenden Zieselmäuse unterschied der Verf. vier Hauptarten von weissen Blutkörperchen: 1. Lymphocyten; 2. grosse Zellen, dreimal so gross als die roten Blutkörperchen mit rundem, sich schwach färbendem Kern; 3. polymorphe (d. h. mit sog. polymorphen Kernen versehene) Zellen; 4. eosinophile Zellen. — Im Blut der schlafenden Zieselmäuse ist die Menge der roten Blutkörperchen geringer, es kommen nur zwei Millionen auf ein cmm (bei den wachenden dagegen sieben Millionen). Auch die Zahl der weissen Blutkörperchen ist geringer bei schlafenden Zieselmäusen. Es giebt darunter 1. eosinophile, etwa $\frac{3}{4}$ aller weissen Blutkörperchen; 2. polymorphe Zellen; ihre Zahl ist geringer als die der eosinophilen, aber auch geringer als bei wachenden Zieselmäusen. — Bei schlafenden Zieselmäusen wurden weder Lymphocyten noch Zellen mit runden Kernen gefunden.

Ausserdem ist noch zu erwähnen: Während im wachenden Zustande der Tiere oft Leukocyten im Zwischengewebe des Magens vorhanden sind, so sind bei schlafenden Tieren keine zu beobachten.

28. Mühlmann (Odessa) untersuchte (Nr. 28) das Gewicht einiger Organe (Lunge, Herz, Darm), sowie die Länge des Darmkanals bei 40 Individuen, die im Krankenhaus zu Odessa gestorben waren. Die Nationalität der Individuen ist in der genauen Tabelle nicht angegeben. Der Verf. unternahm die Arbeit, weil er die Veränderungen feststellen wollte, die eventuell die genannten Organe durch das Alter erleiden. Das Resultat der Einzeluntersuchungen, in denen angegeben ist: Alter der Individuen, Gewicht und Länge des Körpers, ferner das Gewicht der Lunge, des Herzens, des Darms, sowie die Länge des Darmkanals — sowohl die absoluten Zahlen wie die relativen — können wir nicht wiedergeben. Wir müssen uns hier mit den allgemeinen Schlüssen des Verf. begnügen.

Der Darmkanal ist gewogen worden von Dursy, Brandt, Bischoff und Liebig, allein alle hier gegebenen Zahlen beziehen sich auf Kinder oder auf Erwachsene, nicht auf Greise. Der Verf. hat nun durch seine eigenen Wägungen ermittelt, dass das absolute Gewicht, wie die Länge des Darms mit dem Wachstum des Organismus, also bis zum 40. Jahre, zunimmt, aber dann fällt. Das relative Gewicht der Därme hält sich fast während des ganzen Lebens (— von den Neugeborenen

müssen wir absehen —) auf demselben Niveau; ja im Alter giebt sich die Neigung kund, sich über das Mittel-Niveau zu erheben.

Auch die Länge zeigt diese Erscheinung; das Gewicht geht einfach parallel der Grösse des Körpers und zeigt nur ganz unbedeutende Abweichungen im Mittel von 2—3%.

29. N. N. Tschaganaksky-St. Petersburg (29) untersuchte die Schleimhaut der Oberkieferhöhle (Sinus maxillaris oder Antrum Highmori) der Säugetiere. Der Verfasser berichtet kurz über die Ergebnisse älterer und neuerer Arbeiten von Giraudeau, Henle, Koelliker, Hyrtl, Sappey, Luschka, C. Krause, Felisch (1878) Paulsen (1888), Schiefferdecker u. a.; sie beziehen sich sowohl auf die Kieferhöhle der Menschen wie auf die der Säuger. Der Verfasser hat zunächst nur die Kieferhöhlenschleimhaut der Hunde untersucht. Die Anschauung, dass die Schleimhaut der Kieferhöhle nur eine unmittelbare Fortsetzung der Schleimhaut der Nasenhöhle sei, gilt nicht für alle Säugetiere und ist nur zum Teil richtig.

Bei eben getöteten Hunden kann die Schleimhaut der Kieferhöhle leicht mittelst einer Pincette abgezogen werden, ebenso von Präparaten, die eine kurze Zeit in Formalinspiritibus gelegen hatten. Die abgezogene Haut erscheint wie ein Säckchen oder Beutelchen, dessen Mündung die Kommunikationsöffnung zwischen der Kieferhöhle und dem mittleren Nasengang entspricht. Die Dicke der Wandung dieses Säckchens ist nicht überall dieselbe; das mediale Gebiet ist das dünnste, hier reisst die Haut sehr leicht ein; die hinteren, oberen und lateralen Partien sind dicker, am stärksten sind die laterale und die untere Partie. Man untersucht diese Verhältnisse am besten, wenn man das Säckchen aufschneidet und auf einer Glasplatte ausbreitet. An gehärteten und gefärbten Durchschnitten lässt sich folgende Schichtung feststellen.

1. ein cylindrisches Flimmerepithel.
2. eine bindegewebige Unterlage mit Blutgefässen, Kapillaren und einzelnen Drüsenröhrchen.
3. eine bindegewebige Schicht mit reichlichen Drüsenröhren, mit Blutgefässen und Nervenfasern — in den dünnen Partien der Schleimhaut fehlt diese Schicht vollständig.
4. eine bindegewebige Schicht, die als Periost aufzufassen ist.

Das Epithel unterscheidet sich nicht von dem Epithel des respiratorischen Gebiets der Nasenschleimhaut; die charakteristischen Becherzellen sind auch hier sichtbar. Mit Hülfe der Golgi-Methode liessen sich die varikösen Nervenfasern, die zwischen den Cylinderzellen

hindurchziehen, bis an den Rand der Flimmerzellen verfolgen. Die darunterliegende bindegewebige Schicht ist sehr reich an elastischen Fasern (Orcein-Reaktion nach Unna). Die Epithelzellen der vielfach durchschnittenen Drüsenröhren erscheinen breit und niedrig, aber nicht kubisch; sie sind körnig und lassen im Innern Sekretkapillaren erkennen. Die Drüsenschicht ist entsprechend der Mächtigkeit der ganzen Schleimhaut an verschiedenen Stellen von verschiedener Dicke; an einzelnen Stellen liegen die Drüsenröhren ganz dicht aneinander, sodass für das Bindegewebe, die Kapillaren und Nerven nur wenig Raum übrig bleibt. Der Autor bemühte sich zu ermitteln, ob die Sekret-Kapillaren intercellular oder intracellular lägen; eine vollkommen sichere Entscheidung will er noch nicht geben; doch neigt er zu der Ansicht, dass die Sekretkapillaren intercellular sich befänden. Er kommt zu dem Schluss, dass die Drüsen nach dem Typus der serösen Speicheldrüsen gebaut seien.

Allendlich wirft der Verf. die Frage auf: dient die Highmors-Höhle nicht dazu, um — ausser den längst bekannten Schleimdrüsen — noch ein paar seröse Drüsen zu beherbergen? Mit Bezugnahme auf die Untersuchungen Goerkes (Archiv für mik. Anat. 1897) hält der Verf. sich für überzeugt, dass die Auskleidung des Sinus maxillaris und die Auskleidung der Nasenhöhle zwischen der oberen und unteren Muschel ein Organ darstellen. — Die Hauptmasse des Organs (Drüse?) liegt im Sinus maxillaris; das Gebiet, welches die Kommunikationsöffnung darstellt, ist die Fortsetzung des Organs. Der Verf. suchte nun nach dem Ausführungsgang dieses Organs (Drüse?), und es gelang ihm, die Mündung zu finden. Die Mündung liegt im Niveau einer Linie, welche die respiratorische Schleimhaut des mittleren Nasenganges von dem Gebiet abgrenzt, das mit mehrschichtigem Platten-Epithel bedeckt ist. Eine durch diese Öffnung eingeführte Sonde (Borste) liess sich leicht bis in die Highmors-Höhle hineinschieben. Er findet diese Thatsache durch Einspritzen von Berliner Blau mittelst einer Pravazschen Spritze bestätigt.

(Mir ist vieles in dieser Darstellung nicht ganz klar — es muss abgewartet werden, bis der Autor eine mehr ausführliche Beschreibung nebst Abbildungen gebracht hat, um ein Urteil über die Angelegenheit abzugeben. —)

30. Deinika (Nr. 30) untersuchte den feineren Bau der Schwimmblase der Fische. Der Bau der Schwimmblase ist keineswegs vollständig klar, deshalb erschien eine Untersuchung angezeigt. Der Verf. begnügt

sich zunächst auf den Rat seines Lehrers Dogiel mit der Untersuchung jener rätselhaften Körperchen, die im vorderen Abschnitt der Schwimmblase einiger Fische liegen und unter dem Namen „rote Körperchen“, „Blutdrüsen“ u. s. w. bekannt sind.

Die fraglichen Gebilde erscheinen dem unbewaffneten Auge als rote Flecken mit weissen Rändern, die an der Innenfläche der Schwimmblase im vorderen Abschnitt liegen. Es sind eigenartige Organe und bestehen aus Blutgefässnetzen und Epithelzellen.

Der Verf. injizierte die Blutgefässe, Arterien und Venen mit Berliner Blau oder mit salpetersaurem Silber; er härtete die Schwimmblase in dem Lenhossékschen Gemisch, in Sublimat, Sublimat mit Essigsäure, in Alkohol und Formalin u. s. w. Die gehärteten Teile zerlegte er in Schnitte, die nach verschiedenen Methoden (Heidenhain u. s. w.) gefärbt wurden. Es wurden vor allem die Schwimmblasen der Perciden untersucht.

Die Litteratur über den feineren Bau der Schwimmblase ist nicht gross (Corning, Coggi, Vincent et Barnes, Jacobs), allein eine Übereinstimmung zwischen den Ergebnissen der Autoren besteht nicht.

Nach der Untersuchung des Verf. zerfallen die Äste der zur Schwimmblase hinzutretenden Arterien in kleine Büschel, die aus parallel laufenden Gefässen bestehen. Die Gefässe sind in Zellenmassen eingehüllt, was man so ausdrücken kann, dass die Blutgefässe in gewisse Zellgruppen eintreten. Das Kapillargefässsystem hat in seinen Formen mancherlei Eigentümlichkeiten; die Zellhaufen sind in Form von Läppchen geordnet.

Das einschichtige Plattenepithel, welches die Innenfläche der Schwimmblase auskleidet, steht nicht mit den Epithelzellen, welche die Blutgefässe umgeben, in Zusammenhang. Die Epithelzellen liegen gruppenweise, doch ist eine besondere Anordnung nicht festzustellen. Die Einzelgruppe besteht aus vier oder aus mehr Zellen. Die Grösse der Zellen-Gruppe ist sehr verschieden. Bisweilen sind die Zellen einer Gruppe so angeordnet, dass sie die Blutgefässe in ihrer Mitte einschliessen; dann sieht man auf den Querschnitten ein von Epithelzellen umgebenes Lumen, wie bei einer tubulösen Drüse — aber das Lumen ist das durchschnittene Blutgefäss. Durch solche Bilder hatten offenbar Vincent et Barnes sich verleiten lassen, von tubulösen Drüsen in der Schwimmblase zu reden. — Die oberflächlich gelegenen Zellen einer Gruppe sind etwas kleiner als die Zellen in der Tiefe und etwas niedriger und abgeflachter; sie färben sich auch etwas stärker als die tiefer gelegenen Zellen. Die Mehrzahl der Zellen hat einen Kern, viele haben

zwei Kerne, die dicht nebeneinander liegen, doch giebt es auch Zellen mit acht und mehr Kernen. Das Protoplasma der Zellen ist von Kanälchen durchzogen, die in Form heller Streifen erscheinen. Es giebt aber auch Zellen, die durch ihre ungewöhnliche Grösse auffallen, die 20—25 mal grösser als die kleinen Nachbarzellen sind. Sie sind nicht sehr häufig, oft fehlen sie an den Querschnitten eines Läppchens, oft sind zwei oder eine Zelle vorhanden. Das Protoplasma der grossen Zellen hat einen deutlich netzförmigen Bau. Der Kern ist sehr gross, unregelmässig, oft hufeisenförmig, an der Oberfläche uneben; er liegt im Centrum der Zelle, fällt deshalb oft nicht in die Schnittebene. Jede einzelne grosse Zelle ist von einem dichten Netz von Kapillaren umgeben, welche eine Art Korb bilden. Nach einiger Zeit zerfällt die grosse Zelle in viele kleine gewöhnliche Zellen, wie sie eine gewöhnliche Gruppe bilden.

Diese sog. „Blutdrüsen“ sind nicht bei allen Fischen von derselben Beschaffenheit. Ihre Entwicklung steht in engem Zusammenhang mit dem Umstand, ob die Schwimmblase vollständig abgeschlossen ist oder mit dem Darmkanal kommuniziert. Bei den Physoclisten sind die Blutdrüsen stark ausgebildet, bei der Mehrzahl der Physostomen dagegen nur wenig. In der Mitte stehen die Esociden. Die Funktion des rätselhaften Organs ist unbekannt.

IV. Haut (Haare) Sinnesorgane.

31. Minakow-Moskau hat sehr eingehende Untersuchungen über Menschenhaare und Tierhaare angestellt (Nr. 31). Ich habe in dem letzten Bericht wiederholt Gelegenheit gehabt, über einzelne Haararbeiten zu berichten, aber über die Dissertation konnte ich nichts berichten, weil ich bisher trotz vielfacher Bemühungen kein Exemplar erhalten konnte. Erst kürzlich habe ich durch die Güte des Professors Karusin ein Exemplar erhalten und bin dadurch in den Stand gesetzt, — wenngleich etwas spät — über die vortreffliche Arbeit zu berichten.

Der Verf. ging bei seinen Untersuchungen vom Standpunkte des Gerichtsarztes aus; er war bemüht, den Unterschied der verschiedenen Haare bei Menschen und Tieren, sowie auch die verschiedenen Haarformen bei einem und demselben Individuum festzustellen. Wegen der Wichtigkeit, die diese Thatsachen für die gerichtliche Medizin haben, müssten die betreffenden Merkmale der einzelnen Haarsorten und der einzelnen Teile eines Haares noch viel genauer beschrieben werden, als bisher in den Hand- und Lehrbüchern der Fall war. Im ersten

Kapitel (1—35) giebt der Verf. eine historische Übersicht der Arbeiten über das Haar in gerichtlich medizinischer Bedeutung.

Im zweiten Kapitel (pag. 26—49) teilt er die wichtigsten That- sachen in betreff des feineren Baues der Haare mit. Hieraus hebe ich folgendes hervor: Die Marksubstanz der Haare wird in anderer Weise geschildert, als es gewöhnlich geschieht. Die Marksubstanz besteht nach der Untersuchung des Verf. aus abgeplatteten Zellen, die einen Kern enthalten und je nach der Stärke der Haare in 1—3, seltener in 4—5 Reihen nebeneinander liegen; die Zellen sind grössten- teils in der Richtung der Längsachse der Haare abgeplattet. Durch Kochen der Haare in Ätzkali oder in starker Salpetersäure gelang es ihm, die isolierten Markzellen als kernhaltige Plättchen zu sehen; die Plättchen sind 0,005—0,017 mm im Durchmesser, ihre Oberfläche ist uneben, runzelig. Von der Fläche gesehen erscheinen die Zellen un- regelmässig rundlich oder oval mit ausgepackten Rändern, von der Seite (im Profil) gesehen erscheinen die Zellen als gekrümmte Platten von 0,0015—0,003 mm Dicke. Die von Waldeyer gelieferte Beschreibung der Markzellen sei nicht richtig — Waldeyer hätte künstlich durch Reagentien veränderte Zellen vor sich gehabt. Der Verf. beruft sich dabei zur Unterstützung auf die Ergebnisse Lwows (Moskau 1883). In betreff der Lufthaltigkeit der Marksubstanz schliesst sich der Verf. an die alte, bereits von Reissner ausgesprochene Ansicht, dass — beim Menschen — die Luft zwischen den Zellen (intercellulär) liegt. Innerhalb der Zellen sei keine Luft vorhanden. — Die Farbe der Haare ist abhängig 1. von dem gelösten, diffusen Pigment, 2. von dem körnigen Pigment, 3. von dem Luftgehalt, 4. von der Be- schaffenheit der Oberfläche der Haare. Bei hellen Haaren (hellbraun bis brennendrot) findet sich meist gelöstes (diffuses) Pigment, bei dunkeln Haaren ausserdem körniges Pigment. Je mehr Pigment- körnchen im Haare sind, je dunkler das Pigment ist, um so dunkler gefärbt sind die Haare. — Haare, die bei der Betrachtung mit unbe- waffnetem Auge gleichmässig gefärbt erscheinen, können unter dem Mikroskop ganz verschiedene Bilder darbieten.

Die Farbe des körnigen, wie des gelösten (diffusen) Pigments, die Anordnung des Pigments in den Haaren, die Beschaffenheit des körnigen Pigments, der Luftgehalt ist in den Haaren verschiedener Personen sehr verschieden. Dies ist ein sehr wichtiges Moment bei Entscheidung der gerichtlich-medizinischen Frage, ob bestimmte zur Untersuchung vorliegende Haare einer bestimmten Person gehören. (Frage nach der Identität der Haare.)

Der Verf. macht aufmerksam auf die Veränderung, welche das Haar erleidet unter starkem Gebrauch von Soda und Seife, infolge von starker Hitze (z. B. bei dem sog. Brennen der Haare zu Toilettenzwecken), auf den Einfluss des sog. Färbens der Haare, auf die Thatsache, dass die Haare von Toten (Leichen), insbesondere, wenn sie längere Zeit in der Erde gelegen haben, sich verändern können.

Im dritten Kapitel (pag. 50) beschäftigt sich der Verf. mit der Beschaffenheit der Haare in verschiedenen Lebensaltern, in verschiedenen Körpergegenden u. s. w. Er bespricht das Auftreten der ersten Haare beim Embryo, — er erörtert in Kürze die Hypertrichose, Atrichie, Oligotrichose und das Verhalten der Haare bei Verschnittenen, bei Verbrechern u. s. w. — wir können das alles übergehen, da der Verf. hier nur eine sehr genaue Zusammenstellung der Ergebnisse anderer Forscher liefert.

In denjenigen Fällen, in denen es darauf ankommt, die Lokalität zu bestimmen, aus welchen ein bestimmtes Haar her stammt, muss die Aufmerksamkeit gerichtet werden auf die Länge, die Form, die Stärke (Dicke) des Haares, auf den Zustand der freien Enden (der Haarspitzen) und auf alle Veränderungen, welche infolge äusserer Einflüsse entstanden sein können.

Man kann die Haare nach ihrer Länge in 6 Gruppen teilen:

1. Lange Kopfhare.
2. Lange Gesichtshare (Bart-Schnurbart, Backenbart).
3. Lange Haare des Rumpfes (Achselhöhle, Schamgegend, Mittelfleisch, Brust, Bauch); die Haare dieser Gegenden messen höchstens 8 cm.
4. Kurze, pigmentierte, dicke Körperhare (Rücken, Gliedmassen); die Länge beträgt 1—4 cm.
5. Kurze (pigmentierte) und dicke Gesichtshare (Augenbrauen, Augenlider, Nasenlöcher), Länge etwa 0,5—2,5 cm.
6. Kurze blasse, dünne und feine Wollhare des Gesichts, des Körpers und der Gliedmassen. Länge 0,2—1,5 cm.

Die Angaben in betreff der Länge der Haare sind älteren Autoren entnommen. In betreff der Dicke (Stärke) der Haare hat der Verf. eine Reihe sehr genauer Messungen selbst ausgeführt (cf. pag. 60—63). An 11 neugeborenen Knaben wurde die Dicke der Kopfhare bestimmt: sie betrug 0,015—0,052 mm, im Mittel 0,020 mm. Die Wollhare (lanugo) der Neugeborenen (und auch Erwachsener) messen in der Dicke 0,012—0,030 mm, im Mittel 0,020 mm.

Weiter wurden gemessen die Haare bei zwei vierjährigen Knaben, einem achtjährigen Mädchen, vier weiblichen Individuen von 20, 28,

45 Jahren, bei drei Männern im Alter von 28, 45 und 78 Jahren. Es wurden gemessen die Haare von Stirn, Scheitel, Knie, Schläfe, Augenbrauen, Augenlid, Achselhöhle, Schamhügel u. s. w. Die Zahlen können nicht wiederholt werden. Die Dicke der Haare schwankt nach den Messungen des Verf. von 0,012–0,2 mm. Bei Erwachsenen sind am dicksten die Haare im Schnurbart, Kinnbart und Backenbart, sie messen 0,143–0,166 mm. Die Haare der anderen Gegenden folgen.

Schamgegend	0,126–0,153 mm
Brust	0,122–0,125 „
Augenlider, Augenbrauen und Nasenlöcher	0,110–0,125 „
Achselgrube	0,101–0,119 „
Handrücken und Kinn	0,094–0,101 „
Haupthaare	0,064–0,096 „
Wollhaare des Körpers	0,020 „

Bei Kindern von 4–8 Jahren sind die Haare der Augenlider (Wimpern) die stärksten, sie messen . . . 0,102–0,115 mm
 Augenbrauen-Haar 0,065–0,075 „
 Kopfhaar 0,052–0,094 „

Bemerkenswert sind die grossen Unterschiede zwischen der Dicke der Haare aus derselben Lokalität bei verschiedenen Menschen: z. B. die hellbraunen Haare einer 28jährigen Frau

massen	0,069–0,074 mm
bei einer anderen 28jährigen Frau	0,076–0,096 „

Die Stärke (Dicke) der Haare ist individuell. Aus der Stärke allein kann man keine sicheren Schlüsse ziehen. Die Form der Haare kann verschieden sein: gerade (straff), wellig oder lockig (kraus, gekräuselt).

Der Haarschaft ist spindelförmig, das ist besonders erkennbar an kurzen und dicken Haaren; es sind daher die Masse von der Wurzel bis zur Spitze sehr verschieden. (Grosse Zahlenreihe pag. 66 bis 67.)

Bemerkenswert ist die verschiedene Form der Querschnitte der Haare; der Querschnitt kann sein: kreisrund, halbkreisförmig, elliptisch, nierenförmig, dreieckig und viereckig, mit abgerundeten Ecken. Der unterste Abschnitt des Haarschafts und der oberste Abschnitt nahe der Spitze sind meistens kreisrund; die grössere Abwechslung bietet der Schaft selbst.

Auf die vielen Einzelheiten der Ergebnisse kann nicht eingegangen werden; ich verweise auf die Fig. 6–10, Taf. I, und Fig. 12, Taf. II.

Bemerkenswert sind die Angaben über die Haarspitzen. (Man vergl. Taf. V, Fig. 13–20; Taf. III Fig. 29–38, und Taf. VI, Fig. 39–43.)

Diejenigen Haare, die keinen mechanischen Insulten ausgesetzt sind, endigen mit einer feinen nadelförmigen Spitze, so z. B. die Haare der Neugeborenen (Taf. II, Fig. 13 und 14). Die Dicke beträgt selten mehr als 0,003—0,005 mm. Bei Erwachsenen sind die freien Enden der Haare mehr oder weniger abgeschliffen infolge des Reibens, Kämmens u. s. w. Die freien Enden der langen Kopfhare der Weiber sind gewöhnlich besenförmig aufgefasert; bei den Männerhaaren, die geschnitten werden, fehlt natürlich die feine Spitze; bei kurzen Haaren, die nicht geschnitten worden sind, ist das Ende stumpf und aufgefasert. (Taf. II, Fig. 15—17.)

Das freie Ende der geschnittenen Kopf- und Barthaare zeigt unter dem Mikroskop eine senkrecht oder schräg zur Achse des Haares gerichtete Schnittfläche (Taf. III, Fig. 30—33). Die Schnittfläche ist zu meist höckerig, uneben, allmählich aber schleift sie sich ab; allendlich aber fasert sich das Haar auf. (Taf. III und IV.)

Den Schluss des Kapitels bilden einige Bemerkungen über die *Nodositas pilorum microphytica* Behrend.

Im IV. Kapitel (pag. 74—93) giebt der Verf. einige Erörterungen über gerichtlich medizinisch wichtige Veränderungen der Haare. Es wird den Experten oft die Frage vorgelegt: mit was für einem Werkzeug sind die bestimmten Haare abgeschnitten? sind sie herausgerissen, abgerissen oder ausgefallen?

Wenn man wenige Haare mit einer scharfen Schere schnell durchschneidet, so erscheint die Schnittfläche ziemlich eben oder leicht höckerig, mit scharfen, ziemlich glatten Rändern infolge der vorstehenden Schuppen der Cuticula. (Taf. III, Fig. 30 und 31.) Wenn man eine grössere Haarmenge, ein ganzes Büschel mit einmal schneidet, so wird die Schnittfläche nicht ganz so gleichmässig aussehen, — ausserdem zeigen viele Haare kürzere oder längere Längsspalten, als Zeichen, dass die Haare einem gewissen Druck ausgesetzt waren. Einem besonders starken Druck unterliegen die Haare, wenn sie mit einer stumpfen Schere abgeschnitten werden, die Schnittflächen sind dann sehr uneben (Fig. 32 auf Taf. III); ebenso sehen die Schnittflächen aus beim Schneiden mit der sog. Maschine — gewöhnlich ist die Schnittfläche schief.

Wenn man die Haare mit einem scharfen Rasiermesser abschneidet, so ist die Schnittfläche ziemlich glatt, mit scharfen gleichmässigen Rändern, wie bei einer scharfen Scheere, — Haare aber, die mit einem stumpfen Federmesser oder einem stumpfen Tischmesser geschnitten worden sind, zeigen eine sehr schräge oder gar eine terrassenförmige

Schnittfläche. Die Auffaserung der Rindensubstanz ist oft sehr beträchtlich. (Taf. III, Fig. 34 und 35.)

Bei der Beschreibung der Differenzen zwischen den ausgerissenen und ausgefallenen Haaren lenken die Autoren die Aufmerksamkeit zunächst auf die Haarwurzel (Pfaff, Oesterlein, Hofmann, Waldeyer); nur Obolenski (Charkow 1886) spricht auch von den anderen Teilen und mit Recht. Der Verf. legt sich die Frage vor: Kann man in jedem einzelnen Falle durch die Form der Haarwurzel ausgerissene Haare von ausgefallenen unterscheiden? Man darf sich dabei nicht nur auf die Form der Haarwurzel verlassen, sondern muss daneben auch die Oberfläche des Haarschafts berücksichtigen.

Ausgefallene Haare haben stets eine verhornte glatte, vertrocknete, abgerundete oder spindelförmige unten zugespitzte Wurzel, die alle charakteristischen Kennzeichen des Haarkolbens, (solide, feste, geschlossene Haarwurzel) zeigt. An ausgerissenen Haaren ist meist die weiche, feuchte Wurzel, wie sie dem lebenskräftigen Haaren eigentümlich ist, noch erkennbar, oft aber ist die ganze oder ein Teil der Wurzel abgerissen (Taf. V, Fig. 48). Nach einer oder zwei Stunden trocknet die feuchte Wurzel zusammen, schrumpft und nimmt sehr verschiedene Formen an. Bemerkenswert ist ferner, dass man oft an ausgerissenen Haaren sehr deutliche Haarkolben findet, — das sind aber Haare, die schon fast reif waren und deshalb leichter ausgerissen wurden als die noch lebensfähigen und wachsenden Haare. Beim gewöhnlichen Kämmen und Bürsten der Kopf- und Barthaare fallen solche Haare nicht aus. Man darf daher aus der Form der Haarwurzel nicht ohne weiteres schliessen, ob die Haare ausgerissen oder ausgefallen sind. Bei den meisten büschelweise ausgerissenen Haaren wird das ausgerissene Haar noch von seiner Wurzelscheide und einer grösseren oder geringeren Menge von Zellen der äusseren Wurzelscheide umgeben (Taf. IV, Fig. 44), aber an vielen der ausgerissenen Haare fehlt auch die Scheide. Abgestorbene Haare werden nach der Erfahrung des Verf. gewöhnlich mit der verhornten inneren Wurzelscheide ausgerissen. Die Wurzelscheide umgiebt als dicke Schicht den Haarkolben, aber nicht den Schaft, wie es bei noch wachsenden lebensfähigen Haaren der Fall ist.

Die Cuticula der inneren Wurzelscheide allein folgt niemals den ausgerissenen Haaren — das betont der Verf. ausdrücklich gegenüber einer Behauptung Obolenskis, der an allen ausgerissenen Haaren die Cuticula der inneren Wurzelscheide gesehen haben wollte. Der Verf. erklärt dies für einen Irrtum, der dadurch erzeugt ist, dass infolge der Gewalt beim Reissen die Zellen der Cuticula des Haares sich gelockert

und abgelöst hatten; — wenn man bei Untersuchung eines ausgerissenen Haares, das scheinbar noch von einer solchen Cuticula der Wurzelscheide umgeben war, etwas Ätznatron oder Ätzkali zusetzt, so schwillt das Haar und die abgelösten Ränder der Zellen legen sich wieder glatt an.

Kurz zusammengefasst besteht der Unterschied zwischen ausgerissenen und ausgefallenen Haaren in folgenden:

An lebensfähigen, mit einer weichen Wurzel versehenen ausgerissenen Haaren beobachtet man die innere Wurzelscheide und einen Teil der äusseren Wurzelscheide an dem Wurzelteil des Schaftes (Fig. 44, Taf. IV). An abgestorbenen ausgerissenen Haaren ist die feste Wurzel (Haarkolben) bedeckt von einer verhornten Schicht der Wurzelscheide, während der Wurzelteil am Schaft unbedeckt ist. (Fig. 46, Taf. IV). An denjenigen lebensfähigen Haaren, welche ohne Scheide ausgerissen wurden, sind die Cuticula-Zellen des Haarschafts immer nach unten gekehrt und in Unordnung gekommen. — Die ausgefallenen Haare zeigen niemals Scheiden.

Der Verf. giebt die ausführliche Beschreibung eines Kriminalfalles in Moskau, bei dem es darauf ankam, zu entscheiden, ob die Haare ausgerissen oder ausgefallen waren (pag. 83—93).

Im fünften Kapitel (pag. 94—128) liefert der Verf. eine Beschreibung der verschiedenen Tierhaare. Der Verf. unterscheidet mehr oder weniger dicke und lange Haare, (Grannenhaare, Stichelhaare, Seidenhaare) oder zarte feine Haare (Wollhaare, Wolle): sehr starke, feste und steife Haare heissen Borsten. Alle Tierhaare sind auch spindelförmig, doch giebt es viele Tiere, deren Haare auch Doppelspindeln darstellen (viele Haare der Kaninchen, Hasen, ferner bei Biber, Seebär, Bisamratte, *Myopotamus coypus* u. m.).

Es ist nicht möglich, hier alle Detailbeschreibungen zu wiederholen. Der Verf. hat über 50 verschiedene Tierspecies untersucht und giebt auf Taf. VI—X Abbildungen verschiedener Haarformen (Fig. 51—130). Die Abbildungen sind sehr gut gezeichnet.

Ich hebe nur folgendes hervor: die Luft im Bereich der Marksubstanz findet sich bei einigen Tierhaaren in den Zellen (intracellulär), bei anderen Species zwischen den Zellen (intercellular), bei wieder anderen sowohl zwischen als in den Zellen.

Schliesslich wirft der Verf. die Frage auf, ob in den Haaren lebender und gestorbener Menschen und Tiere, die Arsenik genommen haben, Arsenik nachweisbar ist. — Nach kurzer Übersicht der einschlägigen Litteratur berichtet der Verf. über seine eigenen Experimente; er untersuchte die Haare zweier Männer, die Sol. arsen. Fowleri eine Zeitlang

brauchten, und ausserdem ein Kaninchen, dem er Arsenik unter die Haut spritzte. Er konnte in allen Fällen in den Haaren die Gegenwart von Arsenik nachweisen.

32. P. A. Minakow-Moskau (Nr. 32) beschreibt ausführlich die Ergebnisse seiner Untersuchungen an Mumien- und Leichenhaaren. Das Material stammt zum grössten Teil aus dem anthropologischen Museum der Universität Moskau. Nach einem kurzen Bericht über die Untersuchungen anderer Autoren (Hauptmann, Sonnenschein, Hofmann, Ringberg, Waldeyer, Unna, Oesterlen), wirft der Verf. die für die Anthropologie äusserst wichtige Frage auf: Worin bestehen die mikroskopischen Veränderungen des Haares bei Leichen? Kann man nachträglich an den Leichenhaaren die ursprüngliche Farbe bestimmen?

Der Verf. untersuchte die Kopfhaare einiger ägyptischer Mumien, Erwachsener wie Kinder, einer peruanischen und einer neuseeländischen Mumie, und eine grosse Menge von Haaren, die von Leichen aus Kurganen Russlands stammen.

Er kommt schliesslich zu folgenden Ergebnissen:

1. Es unterliegt keinem Zweifel, dass die ursprüngliche Farbe der Haare sich bei Mumien wie bei Leichen verändert hat; die dunkeln Haare bleichen, die hellen Haare dunkeln nach.

2. Die Veränderung der Haare der Mumien besteht hauptsächlich in einer Veränderung der Hornsubstanz, aber nicht des körnigen Pigments; das körnige Pigment bleibt erhalten, die Hornsubstanz dagegen hat eine gelbliche oder gelblichrötliche Färbung angenommen. Infolge des Gelbwerdens der Hornsubstanz und infolge der Abnahme der Durchsichtigkeit wird das körnige Pigment weniger sichtbar; es tritt mehr die Farbe der Cuticula und der Rindensubstanz hervor; die Vermischung der gelblichen oder gelblichrötlichen Färbung mit der braunroten des schwach durchsichtigen Pigments bewirkt das rötliche Aussehen, das die Mumienhaare mehr oder weniger darbieten.

3. In den Haaren, die von Leichen aus alten Gräbern stammen, hat das Horngewebe eine gelbliche, schmutziggelbe, braunrote oder rotgelbe Farbe. Das körnige Pigment ist gewöhnlich gut erhalten.

4. Eine deutliche Veränderung der Farbe des körnigen Pigments der Haare tritt erst in den letzten Stadien der Fäulnis ein, sobald die Haare zum Zerfall fertig sind. Wenn die Pigmentkörnchen sich noch erhalten haben, so kann man auf Grund der Grösse und Anordnung

der Körnchen einen mehr oder weniger sicheren Schluss über die ursprüngliche Farbe der Haare machen.

5. Je dunkler die Haare, desto grösser sind die Pigmentkörnchen; in dunkeln Haaren bilden die Körnchen haufenförmige Ansammlungen.

6. Die Veränderung der ursprünglichen Haarfarbe kann nicht ausschliesslich durch die Einwirkung des Erdbodens oder durch Einwirkung der Leichenflüssigkeit erklärt werden; auch bei den Mumienhaaren und bei den Haaren alter Perrücken, die weder mit dem Erdboden noch mit Leichenflüssigkeit in Berührung kamen, verändert sich die Haarfarbe.

7. Das Gelbwerden der Hornsubstanz geschieht wahrscheinlich infolge der Austrocknung und der Oxydation der Haare; auch andere alte Gegenstände aus Hornsubstanz werden gelb, z. B. Kämme und Messerscheiden, es werden die Haare auch gelb unter den Einfluss von Salpetersäure und unter dem Einfluss hoher Wärmegrade.

8. Das Gelbwerden des Horngewebes und das Verbleichen des Pigments in den Haaren von Leichen, die lange in der Erde lagen, kann befördert werden durch Salpetersäure, die sich bei Oxydation der faulenden organischen Substanzen bildet.

9. Das Durchtränken heller Haare durch Bestandteile des Erdbodens und Leichenflüssigkeit unterstützt bedeutend das Nachdunkeln der Haare.

10. Abgesehen von allen bisher genannten Ursachen kann die Haarfarbe sich auch verändern infolge der Bildung zahlreicher lufthaltiger Vakuolen. In diesem Falle können schwarze Haare hellbraun und schmutzig-weiss werden. Bei der Bildung der lufthaltigen Vakuolen spielt die Maceration der Haare im feuchten Erdboden und in der Leichenflüssigkeit und das nachfolgende Austrocknen die Hauptrolle.

33. P. A. Minakow-Moskau (Nr. 33) berichtet im Anschluss an seine frühere allgemein gehaltene Mitteilung über die Ergebnisse, die er durch seine Untersuchungen an Haaren, die von Leichen aus Kurganen stammen, gewonnen hat. — Ich will für diese Haare hier den Namen Kurgan-Haare gebrauchen, wie ihn der Verf. der Kürze wegen anwendet.

Minakow konnte 20 verschiedene Proben untersuchen, 17 aus Kurganen des Gouv. Moskau, eine aus dem Gouv. Jaroslaw, 2 aus dem Gouv. Kostroma.

Die Kurgan-Haare erscheinen schwarz, braunschwarz oder graulich lederfarbig; nur eine einzige Probe zeigt rote Haare.

Die Haarproben wurden vorsichtig in Wasser gewaschen, dem ein paar Tropfen Ammoniak zugesetzt waren, und dann mit absolutem Spiritus und Äther behandelt. Infolge dieser Behandlung trat eine bemerkenswerte Veränderung der Farbe ein: einige Haare wurden heller, andere wurden dunkler, nur wenige blieben unverändert. Überdies gewannen alle Haare einen deutlichen rötlichen Schimmer, der früher nur ganz schwach bei einzelnen sichtbar war.

Zu mikroskopischer Untersuchung bettete der Verf. die Haare in weisses Wachs und fertigte Querschnitte an, die unter Einschluss in Canadabalsam bei starker Vergrösserung untersucht wurden.

Bei Bestimmung der Farbe wurde Rücksicht genommen auf die Beschaffenheit des körnigen Pigments, nämlich auf die Grösse der Körnchen, auf die Dichtigkeit, Anordnung und Farbe der Körnchen. Je dunkler die Haare sind, desto grösser sind die Pigmentkörnchen.

In schwarzen Haaren	= 0,0006—0,0007 mm
in braunen und dunkelbraunen	= 0,0004—0,0005 „
in hellbraunen und blonden	= 0,0003—0,0004 „

Je dunkler die Haare sind, um so dunkler sind die einzelnen Körnchen; überdies bilden in den dunkelbraunen und schwarzen Haaren die Körnchen grössere Klümpchen.

Wenn man in den Haaren gar kein körniges Pigment findet, so waren die Haare entweder grau (weiss), oder sie waren pigmentiert, doch ist das Pigment verblichen.

Wenn man an alten Menschenhaaren die Beobachtung machen kann, dass die einzelnen Haare streckenweise andere Färbung aufweisen, dass z. B. schwarze und helle Strecken abwechseln, so muss diese Thatsache als eine postmortale Veränderung aufgefasst werden; bei gewöhnlichen (frischen) Menschenhaaren kommt dieser Wechsel nicht vor, wohl aber bei Tierhaaren. •

Oft konnte beobachtet werden, dass die Enden der Haare heller waren, als der übrige mittlere Teil; — gewöhnlich zeichneten sich die Enden auch durch eine grössere Brüchigkeit aus. Die mikroskopische Untersuchung erwies, dass eine starke Vakuolenbildung, namentlich in der Marksubstanz des Haarschafts stattgefunden habe. Die lufthaltigen Vakuolen sind von runder, ovaler oder spaltförmiger Gestalt.

Die Haarsubstanz aller Kurganhaare hatte, wie das Mikroskop erkennen liess, eine gleichmässig gelblich braune oder braunrote Farbe (Zimmetfarbe) angenommen. Nicht allein die Marksubstanz und die Rindensubstanz, sondern auch die im normalen Zustande durchsichtig farblose Oberhaut (Cuticula) zeigte jene gelblich braunrote Farbe. Diese

Farbe lässt sich auch durch chemische Reagentien nicht fortschaffen — es sind offenbar die chemischen Veränderungen, die in den Gräberhaaren eingetreten sind, sehr feste und beharrliche.

Das körnige Pigment bleibt — ohne Ausnahme — in allen Haaren erhalten. Es war schwarz mit rotbraunem Schein oder bei anderen dunkelrotbraun oder rotbraun. Nur in einem einzigen Fall (Kurgan in Dobrjätina, Gouv. Podolsk), waren die Haare rot und das körnige Pigment bleich und kaum bemerkbar.

Unter den Haarproben liessen sich bestimmen:

7 als schwarze, darunter eine Probe mit schwarzen und weissen Haaren,

12 brünette Haare, darunter

9 dunkelbrünette und 3 brünette oder braune.

Zählt man die obengenannten Proben brauner Haare dazu, so erhält man

schwarze Haare	35 %
dunkelbraune	50 „
brünette und braune	15 „

Daraus folgt: Unter den alten Bewohnern der dem heutigen Central-Russland entsprechenden Gegenden waren während der Kurgan-Periode dunkelhaarige Individuen unbedingt überwiegend vorhanden. Da unter den 20 verschiedenen Haarproben keine einzige blondes Haar zeigt, so darf man mit einiger Wahrscheinlichkeit schliessen, dass es entweder gar keine blonden Individuen unter den Völkern der Kurgan-Periode gab, oder dass die blonden Individuen sehr selten waren.

Von welcher Beschaffenheit waren die Haare bei den Kurgan-Völkern? Waren die Haare schlicht oder waren sie gelockt? Alle Haarproben, darunter einige von 15 cm Länge, erschienen glatt; der Haarschaft war in seiner Gestalt nicht verändert. — Ausserdem ist zu bemerken, dass bei den gelockten (krausen) Haaren der Querschnitt meistens schmaloval oder gedrückt erscheint, während die schlichten Haare einen breit-ovalen oder rundlichen Querschnitt zeigen. Da nun die Kurgan-Haare einen rundlichen oder breitovalen Querschnitt besitzen, so muss man schliessen, dass sie alle gerade und schlicht waren.

Der Verf. spricht die Bitte aus, bei Aufgrabungen mehr Rücksicht auf die Haare zu nehmen und dieselben beim Herausnehmen der Knochenreste zu schonen; lange Haare werden wohl bemerkt, aber kurze Haare gehen oft verloren.

35. Ksünin-Tomsk (Nr. 35) untersuchte das elastische Gewebe des Haarbalges der Sinushaare und die Blutgefässe der Haarpapillen (unter Leitung des Prof. Smirnow). Er benutzte als Objekte die Sinushaare von Hunden, Katzen, Ziegen, Kälbern, Hasen, Kaninchen, Meerschweinchen, Mäusen, Hamster, Eichhörnchen und Wasserratten. Die herausgeschnittenen Haarbälge wurden in verschiedenen Flüssigkeiten gehärtet, in Celloidin eingeschlossen, zerschnitten und gefärbt. Zur Färbung diente sowohl Orcein als auch das Weigertsche Färbemittel. Das Ergebnis der Untersuchung ist: In der äusseren Schicht des Haarbalges und in den Trabekeln des kavernösen Körpers bildet die Anordnung der elastischen Fasern nichts besonderes Eigentümliches dar; sie entspricht im allgemeinen dem Verlauf der leimgebenden Bündel; aber in der inneren Haarbalgschicht, nahe der Glashaut, sind die elastischen Fasern in ganz besonderer Weise angeordnet. Im Gegensatz zu der Angabe Bonnets sieht man eine sehr beträchtliche Menge elastischer Fasern, welche zwei netzartig verflochtene Schichten bilden: eine äussere Schicht aus ringförmigen und eine innere Schicht aus längsverlaufenden Faserzüge, welche sich unmittelbar an die Glashaut anlegen. Nach Bonnet ist die äussere Oberfläche der Glashaut der Länge nach kanneliert, d. h. es zeigt sich ein System längsverlaufender Leisten. Die Querschnitte dieser Leisten sehen ebenso aus wie die Querschnitte der elastischen Fasern, die der äusseren Oberfläche der Glashaut dicht anliegen. Der Verf. ist daher der Ansicht, dass es sich nicht um Längsleisten der Glashaut, sondern um längsverlaufende elastische Fasern, welche der Glashaut dicht anliegen, handelt. Wenn die glänzenden elastischen Fasern, welche der Glashaut anliegen, ungefärbt bleiben, so erhält der Querschnitt der Glashaut ein gezacktes Aussehen — man ist dann eben geneigt, diese Zähnen für den Ausdruck der Längsleisten der Glashaut zu halten. Aber die Glashaut besitzt keine Längsfalten. Mit Hülfe der Farbmischung nach Weigert, wie unter Anwendung von Orcein, hat der Verf. Präparate erlangt, welche beweisen, dass unmittelbar auf der äusseren Oberfläche eine netzförmig gebildete elastische Kapsel oder Hülle oder Schicht liegt. Dieses Netz besteht vorherrschend aus Längsfasern, die Längsausdehnung der wirklichen Maschen des Netzes fällt mit der Längsachse des Haarbalgs zusammen. Diese elastische netzförmige Hülle ist wieder bedeckt mit anderen elastischen Fasern, welche netzförmig sich verschlingen und zwar vorherrschend in cirkularer Richtung verlaufen — die Maschen dieses zweiten Netzes stehen mit ihrer Längsachse senkrecht zur Längsachse der Haare. Man findet aber auch Verbindungen zwischen den beiden Netzen. Zur Kontrolle kann

man auch tangentielle (longitudinale) Schnitte durch den Haarbalg anlegen.

An injizierten Präparaten kann man wahrnehmen, dass das Kapillarnetz der Haarpapillen (des Sinushaars) sich fast bis zur Oberfläche der Haut erstreckt — man kann die Maschen des Kapillarnetzes noch beobachten im Niveau der Einmündung der Talgdrüsen.

36. D. Tretjakow-St. Petersburg, untersuchte die Nervenendigungen in den Haaren (Nr. 36). Er arbeitete im anatomisch-histologischen Laboratorium der Universität unter Leitung des Professor Dogiel, ausschliesslich mit Methylenblau, und zwar nur die Sinushaare des Schweinerüssels. Im allgemeinen bestätigt der Verf. die Ereignisse von Ostroumow (Anat. Anzeiger X): „Die markhaltigen Nervenfasern bilden am Halse der Sinushaare drei Formen von Endigungen: Merckels Tastkörperchen, gerade Nervenendigungen in der Glashaut und einen Nervenring.

37. P. M. Ostroumow (Nr. 37) hat im histologischen Laboratorium unter Leitung des Prof. Arnstein die Nervenendigungen an Haaren untersucht. In seiner ausführlichen Abhandlung giebt er zuerst eine historisch-kritische Übersicht der einschlägigen Litteratur (pag. 1—23). Dann schildert er die angewandte Untersuchungs, insonderheit die Färbungs-Methode. Er benutzte zunächst die Ehrlichsche Methode mit Methylenblau in der Weise, wie dieselbe von Arnstein und dessen Schülern Smirnow und Dogiel etwas verändert ist. Ferner zog er auch die Methode Apathys in Anwendung. Die Ergebnisse der Untersuchungen von Ostroumow sind bereits vor einigen Jahren durch Arnstein in Kürze mitgeteilt worden. (Anatomischer Anzeiger, X. Band, Jena 1895, S. 781—790 „die Nerven der Sinushaare“ mit 9 Abbildungen). Allein da der Verf. Veranlassung genommen hat, die seit 1895 veröffentlichten neuen Arbeiten zu kontrollieren, so erscheint es notwendig, noch einmal die Resultate hier wiederzugeben. Überdies hat Arnstein nur die Sinushaare berücksichtigt, während Ostroumow auch die gewöhnlichen Körperhaare in Bezug auf die Nervenendigungen untersucht und beschrieben hat.

Alle Haare sind mit Nervenfasern versehen: die Anzahl der Nervenfasern und die Art ihrer Endigungen ist aber — entsprechend dem verschiedenen Bau der Haare — verschieden. Bei den gewöhnlichen Haaren sehen wir, dass eine oder einige Nervenfasern in den Haarbalg hereintreten, sich teilen und schliesslich frei an der äusseren

Oberfläche der Glashaut (epilemmale Endigung) endigen. Bei den Übergangsformen von den gewöhnlichen zu den Sinushaaren sind ausser den freien Endigungen noch andere Endigungen in Form von baumartigen Verzweigungen erkennbar. — Schliesslich bei den eigentlichen Sinushaaren treffen wir ausser den eben genannten epilemmalen Nervenendigungen (d. h. ausserhalb der Glashaut befindlichen) noch andere, sog. hypolemmale, d. h. innerhalb der Glashaut befindliche Nervenendigungen. Um so komplizierter der Bau der Haare ist, um so reicher ist das Haar an Nervenend-Apparaten.

Hervorzuheben ist die Thatsache, dass bei allen Haaren freie Nervenendigungen in der äusseren Oberfläche der Glashaut des Haarbalges anzutreffen sind. An den gewöhnlichen einfachen Haaren sind die freien Endigungen der Nerven die einzigen — bei den Haaren von kompliziertem Bau dagegen laufen die Endfäden der Nerven meridional, so dass sie wie ein aus Pfählen (Stacketen) gebildeter Zaun den Haarschaft umgeben.

Gewöhnliche Haare. Untersucht wurden die Haare am Ohr und am Schwanz der Mäuse und Ratten, in Flächen- sowie in Schnitt-Präparaten. Die an den Haarbalg herangetretenen Nervenfasern fangen an sich zu teilen und verlieren ihre Markhüllen. Sobald sie die Glashaut erreicht haben, verschwinden sie (Fig. 1). Einige Fasern gehen grade bis zur Glashaut, andere Fasern laufen bogenförmig oder gewunden, ehe sie nach gabelförmiger Teilung die Glashaut erreichen. An Querschnitten kann man sich davon überzeugen, dass die Endfäden sich eng an die äussere Oberfläche der Glashaut anlegen (epilemmale Endigungen). An Längsschnitten kann man sehen, dass die in den Haarbalg eingetretenen Nervenfasern etwas aufwärts steigen und sich teilen; dabei ziehen einige im Bogen um den Balg herum; das hat Veranlassung gegeben, hier einen Nervenring zu beschreiben. Schliesslich verlieren die Nervenfasern ihre Markhülle, und teilen sich in marklose Achsencylinder, die der Längsachse der Haare entsprechend aufwärts steigen, dabei stets eng der Glashaut anliegen und fast alle in gleicher Höhe endigen, und zwar an dem oberen Rande des Trichters, unter welcher Form hier die Glashaut erscheint (Fig. 2). Ein Durchtritt dieser Nerven-Endfäden ist an gewöhnlichen Haaren niemals vom Verf. beobachtet worden; er hält die beschriebenen freien Endigungen für die einzigen sensiblen Endigungen an gewöhnlichen Haaren.

Von den Gefässnerven in den Haarpapillen und von den sog. Langerhans-Zellen wird später die Rede sein.

Zur Untersuchung der Nerven-Enden in den Sinushaaren ist

die Ehrlichsche Methode am meisten zu empfehlen: man kann mit Hülfe dieser Methode den Verlauf der Nerven in einem ganzen Haare studieren, ohne Schnitte anzufertigen. An solchen Präparaten erkennt man, dass bei einem Sinushaar die Nerven an drei Stellen in den Balg eintreten: 1. am Halse des Haarbalgs, 2. im Gebiet des untern Drittels des Balgs und 3. im Gebiet der Haarpapillen; die letztgenannten Nerven begleiten die Blutgefässe. Die in den Hals des Haarbalgs tretenden Nerven kommen aus dem oberflächlich gelegenen Nervengeflecht der Haut; die unten im unteren Drittel eintretenden Nerven kommen aus dem tieferen Nervengeflecht, das im Unterhaut-Zellgewebe liegt. Die in der Gegend des Halses herantretenden Nervenfasern teilen sich, ziehen kreisförmig um den Haarbalg herum; sie bilden aber keinen besonderen Endapparat, sondern beteiligen sich an der Bildung desselben Endapparats, mit dem die in das untere Drittel des Haarbalgs herantretenden Nervenfasern enden.

Wenn man ein kleines Sinushaar bei schwacher Vergrösserung untersucht und dabei eine verschiedene Einstellung des Tubus benutzt, so kann man ein volles Bild des Nervenverlaufes vom Eintritt in den Haarbalg an gewinnen; man kann alle Endapparate in den verschiedenen Ebenen wahrnehmen. Bei oberflächlicher Einstellung der Linse kann man beobachten, dass die Nervenfaserbündel in das untere Drittel des Haarbalgs eintreten, dass die markhaltigen Nervenfasern des Bündels sich in der äusseren Schicht des bindegewebigen Haarbalgs ausbreiten und hier ein Geflecht bilden. Senken wir den Tubus, so sehen wir im Niveau des kavernösen Körpers ein Geflecht feiner markloser Fasern; an diesem Geflecht nehmen Teil nicht nur die Nervenfasern des äusseren Geflechts, auch die oberhalb eingetretenen Nervenfasern: Senken wir den Tubus noch mehr, so dass das Geflecht der marklosen Nerven verschwindet, so treten in den Balken des kavernösen Körpers die Endapparate der Nerven hervor, und noch tiefer sehen wir die markhaltigen Nervenfasern in der inneren bindegewebigen Schicht des Haarbalgs; wir sehen ihre Teilung, ihren Übergang in marklose Fasern und die grosse Menge der baumförmigen Verzweigungen, die das ganze Gebiet des schildförmigen Körpers bis zu den Papillen einnehmen. Im oberen Abschnitt des Haarbalgs, im sog. Halse, sehen wir gleichzeitig jene Endigungen, welche wie ein „Staketenzaun“ den betreffenden Abschnitt des Haarbalgs umgeben. In diesen Endapparat treten Nervenfasern hinein, die oberhalb wie unterhalb des oberflächlichen Geflechts hinziehen. Bei noch tieferer Stellung der Linse tritt der letzte End-

apparat in Form der Tastscheiben hervor. Nur die Nerven der Haarpapillen sind in derartig ganzen Haarpräparaten nicht sichtbar.

Die übrigen Untersuchungen wurden an Schnittpräparaten gemacht. Auf Grund dieser weiteren Untersuchungen teilt der Verf. die Nervenendigungen der Sinushaare in zwei Arten: 1. Hypolemmale und 2. Epilemmale Endigungen, d. h. solche, die innerhalb oder ausserhalb der Glashaut liegen. (Man vergl. Arnstein.)

Die hypolemmalen Nervenendigungen sind die innerhalb, oder, wie der Verf. es ausdrückt, unter der Glashaut liegen. Die Nervenfasern bilden im Haarbalg zwei Geflechte: ein oberflächliches, in der äusseren, und ein tieferes, in der inneren Schicht des Haarbalgs gelegenes. Das äussere (oberflächliche) Geflecht wird infolge der vielfachen Teilung der Fasern sehr dicht. Im Gebiet des konischen Körpers verflechten sich die austretenden Nervenfasern nicht weiter, sondern steigen gerade in parallelen Verlauf hinauf, — der Glashaut dabei anliegend. Viele dieser Fasern durchbohren die Glashaut (Fig. 3), nachdem sie vorher ihre Markhülle verloren haben; — sie durchbohren die Glashaut in sehr verschiedener Richtung als marklose Fasern und enden innerhalb der Glashaut, noch im Bereich der tiefsten Epidermislage mit eigentümlichen Endapparaten (Fig. 4 und 5). Der Verf. beschreibt sie (— ebenso wie Arnstein —) als Gebilde, die im Profil scheibenförmig, in der Flächenansicht verzweigt erscheinen und untereinander durch feine Fäden zusammenhängen. (Diese Beschreibung passt entschieden nicht auf die Abbildungen Fig. 3 und 4 — ich muss hervorheben, dass es sich um dieselben Gebilde handelt, die Ranvier als Menisci, Merkel als Tastzellen bezeichnet hat.) Mit Rücksicht auf die Bilder Fig. 3 und 4 — es sind dieselben, wie bei Arnstein — möchte ich diese Enden eher als blattförmig bezeichnen; sie gleichen Baumblättern, die durch ihre Stiele untereinander wie mit einem Stamm zusammenhängen. Der Verf. verwahrt sich ausdrücklich dagegen, dass es Zellen seien; er habe niemals Kerne in ihnen gefunden. Jene Endscheiben (Menisci) der Nerven sind eingelagert zwischen den Epidermiszellen, welche den Haarbalg auskleiden, stehen aber alle untereinander durch feine variköse Fäden in Verbindung. Der Verf. stimmt weder den Ergebnissen Botegas, noch denen Ksünins bei, ebenso wenig hat er sich von der nervösen Natur der Langenhans-Zellen überzeugen können.

Die epilemmalen Nerven-Endigungen sind viel mannigfaltiger. Der Verf. unterscheidet: 1. Endfasern, die in Form eines Steckenzaunes den Hals des Haarbalgs umlagern; 2. baumförmig verästelte

Nervenendigungen, welche der äusseren Oberfläche der Glashaut anliegen;
 3. Nervenendigungen in dem Balkengerüst des kavernösen Körpers;
 4. Geflechte feinsten variköser Fasern in den Wänden des Venensinus. Zu diesen epilemmalen Nervenendigungen müssen schliesslich
 5. auch die Nerven der Papillen gerechnet werden.

1. Die Endfasern, die in ihrer Gesamtheit vom Verf. mit einem aus Stecken bestehenden Zaun verglichen werden, umgeben den sog. Hals des Haarbalgs — (es sind dieselben Fasern, die Arnstein als „gerade Terminalfasern“ bezeichnet,) — treten aus dem oberflächlichen Nervengeflecht hervor und laufen einander parallel, der Längsachse des Haarbalgs entsprechend, dicht der äusseren Schicht der Glashaut anliegend. Bei diesem Geflecht gehen, wie oben beschrieben, die hypolemmalen Nervenfasern ab. Die gerade aufwärtssteigenden Fasern verlieren ihre Markhülle, teilen sich und endigen mit besonderen Endplättchen am Halse des Haarbalgs (Fig. 6). Der Verf. benennt das Ende dieser gerade aufwärts ziehenden Endfasern einfach „Verbreiterung“; er betont, dass jede Verbreiterung das Ende eines Nervenfadens sei, und dass die „Verbreiterungen“ untereinander nicht zusammenhängen, sich nicht miteinander vereinigen. Arnstein bezeichnet die Enden als „löffelförmig oder beilförmig“, (ebenso Kallius in seinem Bericht 1896); allein Ostroumow selbst gebraucht diesen Ausdruck nicht; mit Rücksicht auf die Fig. (6), die sich auch bei Arnstein findet, scheint es mir am einfachsten, die Enden als blattförmig (Endblatt oder Endplatte) zu benennen.

2. Baumförmig verzweigte Nervenendigungen, die der äusseren Fläche der Glashaut anliegen; sie kommen sowohl von dem äusseren wie von dem inneren Geflecht. Die markhaltigen Fasern des inneren Geflechts verlieren ihre Markhülle, teilen sich in einige Zweige, von denen Ästchen zweiter und dritter Ordnung abgehen; diese Äste zerfallen in kleine Büschel; die einzelnen Äste und die Büschel enden mittelst einer kleinen Verdickung. Das ganze Bild erinnert an einen Baum mit dichten Verzweigungen (Fig. 7); die Bäumchen liegen unmittelbar der äusseren Fläche der Glashaut an (Fig. 8). Es finden sich aber auch im Bereich der inneren Schicht des Haarbalgs noch baumförmig verzweigte Nervenenden, welche nicht der Glashaut anliegen, sondern in dem Bindegewebe, das den kavernösen Körper begrenzt, liegen (Fig. 9). Sie ähneln den Endigungen, die sich im Bereich des Balkens des kavernösen Gewebes vorfinden. Mit der Beschreibung, die Ksünnin giebt, kann der Verf. nicht übereinstimmen — er hält an seiner eigenen Beschreibung fest und sagt, dass Botegas mit Unrecht

die Endbäumchen leugnet und dieselben mit Unrecht für die varikösen Fasern des tieferen Plexus erklärt.

3. Nervenenden im Gewebe der Balken des kavernösen Körpers (Figg. 9 und 10). Die Endbäumchen, um die es sich handelt, sind grösser und stärker als die bisher beschriebenen — sie sind auch nicht so eng aneinander gelegen, sondern in weiterem Abstände voneinander. An der Bildung dieser Endbäumchen des kavernösen Körpers beteiligen sich in erster Linie die Fasern des tieferen Plexus, und erst in zweiter Linie die Fasern des oberflächlichen Plexus. — Die Nervenfasern ziehen in der inneren Schicht des Haarbalgs hin, geben kurze Ästchen ab, die ihre Markhülle verlieren und sowohl in die Innenschicht als auch in die Balken des kavernösen Körpers eintreten und sich zu Endbäumchen umgestalten; die einzelnen Zweige der Bäumchen zeigen verbreiterte (blattförmige) Enden. — Botegas kennt auffallender Weise diese Endbäumchen nicht, auch Ksünin giebt keine richtige Beschreibung.

4. Das Geflecht feinsten variköser Fäden (Figg. 11 und 12) liegt in den Wänden des venösen Sinus und in den Wänden des darunter befindlichen kavernösen Körpers. Es ist früher nicht beschrieben worden — nur Retzius hat eine Spur davon wahrgenommen, ebenso Botegas; Ksünin schweigt von diesem Geflecht.

5. Die Gefässnerven der Haarpapillen. Dass auch in die Papillen Nerven eintreten, daran ist nicht zu zweifeln. Es sind diese aber nicht als sensitive, sondern als vasomotorische Nerven anzusehen. Mit Hilfe der Ehrlich'schen Methode ist es leicht, in allen Papillen, sowohl der gewöhnlichen Haare, als auch der Sinushaare, Nervenfasern zu erkennen. Die in die Papillen eintretenden Nerven (Fig. 13) teilen sich und bilden ein zartes Bündel feinsten Fäserchen. Eine Bestätigung der Ansicht, dass es sich um vasomotorische Nerven handelt, giebt Ksünin.

Der Verf. bemerkt schliesslich, dass er absichtlich weder des sog. Nervenringes der Autoren, noch des ringförmigen Nervengeflechtes (Szymonowicz und Ksünin) erwähnt hat, denn ein solches besonderes Geflecht existiert nicht. Fig. 14 giebt eine Darstellung des Nervengeflechtes, das von den Autoren als Nervenring beschrieben wurde: allein dieses Geflecht ist keine besondere Endigungsart, sondern nur ein Teil der Nervengeflechte, welche sich an dem Haarschaft nachweisen lassen.

38. P. A. Minakow-Moskau (Nr. 38) giebt eine ausführliche Schilderung von dem Aussehen des, ausser am Kopf noch im ganzen Ge-

sicht, am Rücken und an der Brust behaarten fünfjährigen Knaben Stefan, und eine eingehende Beschreibung der Beschaffenheit der Haare, sowie eine allgemeine Betrachtung über abnorme Haarbildung. Hervorzuheben ist, dass der sonst wohlgebildete fünfjährige Knabe nur einen einzigen Zahn und zwar im Unterkiefer hat.

Der Verf. kommt auf Grund seiner genauen Untersuchungen zu dem Schluss: die starke Behaarung ist nicht als eine Hypertrophie des normalen embryonalen Haarkleides anzusehen (Bartels, Behrend und andere Autoren), sondern im Gegenteil eine Hemmung während des embryonalen Lebens hinderte die normale Weiterentwicklung des Haarkleides, wie es Unna, Ecker und Brandt ausgesprochen haben. Die Haut ist nicht im stande, die eigentlich normalen Haare auszubilden, sie produziert nur Haare mit embryonalem Charakter. Der Verf. meint nicht, dass infolgedessen die haarigen Leute dasselbe Haarkleid tragen, wie im Uterus. Die Haare wachsen, sterben ab, fallen aus — es entstehen neue, wie bei gewöhnlichem Verhalten; allein es kommt nicht zur Bildung der definitiven Haare der Erwachsenen, sondern es werden meist nur Haare von embryonalem Charakter gebildet.

Von einer Hypertrophie im eigentlichen Sinne des Wortes kann keine Rede sein — der Ausdruck ist nicht richtig gebraucht, da eine verstärkte Ernährung nicht stattfindet, daher soll man den Ausdruck Hypertrophie nicht gebrauchen. Brandt hat vorgeschlagen: Hypertrichosis lanuginosa foetalis; aber er bemerkt selbst, dass dieser Ausdruck nicht ganz passend ist.

Der Verf. schlägt vor, die Benennung, welche die alten Autoren gegeben haben, wieder aufzunehmen und derartige Fälle von Behaartsein zu bezeichnen als Hirsuties lanuginosa foetalis.

39. Schimkewitsch-St. Petersburg beschreibt einen sehr merkwürdigen Fall von Heteropie der Haare (Nr. 39). Unter allen bekannten Fällen von Heteropie der Haare verdienen besondere Bedeutung zwei: ein Fall von Haaren auf Knochen und ein anderer Fall von Haaren im Pericardium.

Der erste Fall ist von Guinard (Precis de Teratologie Paris 1893), beschrieben; es handelt sich um Haarbildung am Kiefer eines Rinderembryos von 7—8 Monaten.

Der zweite Fall ist beschrieben von Nikolskj nach einem Präparat des Herrn K. N. Rossikow in Tiflis. (Bote der Naturwissenschaft 1890, pag. 320, und Tagebuch des IX. Kongresses der Naturforscher und Ärzte 1894, Nr. 9, pag. 10. — Beide Russische Zeitschriften sind mir

nicht zugänglich gewesen.) Herr Rossikow soll ausserdem in einer Tifliser Zeitung über diesen merkwürdigen Fall berichtet haben.

Rossikow demonstrierte gelegentlich des IX. Kongresses der Russ. Naturforscher zwei Präparate von behaartem Pericardium der kaukasischen Ziege (Steinbock-Aegoceras Pallasii, Russisch „Tur“ genannt). An einem Präparat, das einem vierjährigen Bock entnommen war, befanden sich die Haare auf dem inneren Blatt des Herzbeutels, — diesen Fall hat offenbar Nikolskj beschrieben. An dem anderen Präparat, das einem Embryo entstammt, befanden sich die Haare auf dem äusseren Blatt des Herzbeutels. — Herr Rossikow hat überdies dem Verf. mitgeteilt, dass bei ihm während seines Aufenthalts im Kaukasus sich eine grosse Sammlung von behaarten Pericardien angehäuft habe. Eine genaue histologische Untersuchung dieser Präparate wäre natürlich sehr wünschenswert. — Herr Rossikow hatte dem Verf. Stücke des Präparats versprochen, aber nicht geliefert — schliesslich ist gemeldet worden, dass die ganze Rossikowsche Sammlung an Herrn Knüchel nach Bern verkauft worden sei.

In betreff des ersten Falles (Heteropie der Haare auf Knochen) wandte sich der Verf. an Dr. Lesbre, Professor an der Tierarzneischule in Lyon, wo das betreffende Präparat aufbewahrt wird. Er erhielt umgehend von Herrn Lesbre ein beträchtliches Bruchstück eines Kiefers mit Resten eines Zahnes.

Der Verf. hat die Haare, wie den Zusammenhang der Haare mit dem Kiefer, genau untersucht: er hat die Knochen entkalkt und davon feine Schnitte angefertigt. Nach seinen Untersuchungen ist nicht im geringsten daran zu zweifeln, dass es sich um wirkliche Haare handelt, um Haare, die im Wachstum begriffen waren: man kann Haare mit offenen und geschlossenen Wurzeln unterscheiden. Allein ein Übergang der Knochensubstanz in die Haarsubstanz war nirgends zu beobachten. Zwischen der Substanz der Knochen und Haare muss sich zweifellos eine weiche Zwischenschicht befunden haben. Woraus bestand diese Zwischenschicht? Guinand weist die Möglichkeit eines Eindringens der Epidermis zurück. Dem Verf. scheint es, als ob ein solches Hereinwachsen der Epidermis wohl stattgefunden habe. „Wenn die Entstehung dermoider Cysten in einigen Fällen wenigstens, durch lokale Einwanderung des Ektoderms nach innen erklärt wird, so kann auch der in Frage stehende Fall durch ein ähnliches Hereinwachsen erklärt werden. Der Haarwuchs erfolgte aber in anderer Form, vielleicht in Gestalt zahlreicher mit den Gefässen in die Haversischen Kanäle eingedrungenen Fäden, d. h. der vorliegende Fall soll nicht

als heteropische Haar-Entwicklung gedeutet werden, sondern als eine Modifikation desselben Prozesses, der zur Bildung der Dermoid-Cysten führt, wie sie an beliebigen Körperstellen vorkommen.

— Was es für eine Bewandnis mit den Haaren im Pericardium hatte, lässt sich vor der Hand nicht sagen.

40. W. Schimkewitsch macht (Nr. 40) eine fernere Mitteilung über Heteropie von Haaren bei Menschen. Ein Student in Warschau brachte dem Verf. einen menschlichen Knochen, an dem auch eine Heteropie von Haaren sichtbar ist. Die beiden Beckenknochen trugen am hinteren Abschnitt der Crista ossis ilei und an der Spina posterior superior 20—30 Haare. Zu bemerken war, dass die Tuberositas ossis ilei stark entwickelt war, dass überhaupt der hintere Abschnitt des oberen Randes, d. h. die Crista ossis ilei und die Spina sup. post. stark verbreitert waren, dass ihre Oberfläche sehr zahlreiche kleine Öffnungen aufwies und sehr rauh war. Ferner zeigten sich Haare an der linken Tibia unterhalb der Patella wie seitlich an der linken Fibula — am vorderen und seitlichen Rand des Capitulum.

Nach der Mitteilung des Stud. Warschawski hatte der zu jenem Knochen gehörige Schädel im Gebiet der Glabella auch Haare.

Die Haare treten nur wenig aus den Öffnungen, in denen sie stecken, hervor, höchstens 1—2 cm. Die meisten Haare sind hellbraun, zart und fein, nur etwa 2 oder 3 Haare sind gröber und dunkler; alle die im Knochen steckenden Teile der Haare sind heller und feiner. Einige Haare fallen leicht heraus, andere sitzen fest. Eine mikroskopische Untersuchung ist nicht vorgenommen.

Der Verf. vergleicht das Erscheinen der Haare an Knochen der Bildung von Dermoidcysten; während hier sich eine mehr oder weniger beträchtliche Ektodermal-Anlage einstülpt, scheint es, dass hier eine Reihe ektodermaler Stränge in die Haversche Kanäle eindringe.

In der Sitzung der medico-chirurgischen Gesellschaft, in der der Verf. seinen eigentümlichen Fund vorstellte, erzählten die Herren Doktoren Aikanow und Gottowski, dass sie während ihrer Studienzeit je ein Skelett gehabt hätten, an dessen einzelnen Knochen auch einzelne Haare sich befunden hätten. An dem Skelett des Dr. Aikanow sassen die Haare in der Orbita, am Unterkiefer u. s. w., an Orten, an denen oft Dermoide beobachtet werden. Es scheint das Auftreten von Haaren an Knochen (Osteotrichosis) keine so seltene Erscheinung zu sein; aber man hat dieser Erscheinung nicht die nötige Aufmerksamkeit geschenkt.

41. Tischutkin-St. Petersburg (Nr. 41) untersuchte den Verhornungsprozess der Epidermiszellen. Da mir das Original leider nicht zugegangen ist, so benutzte ich das im Physiologische Russe gegebene Referat.

Der Autor untersuchte die Hufen der Embryonen bei Kälbern, Schweinen und Schafen, daneben auch den Rüssel von Schweineembryonen, die Haut von Kindern und Erwachsenen. Die betreffenden Präparate wurden in Pikrinsäure, Alkohol, Sublimat mit 0,75% Kochsalzlösung und $\frac{1}{2}$ % Osmiumsäure gehärtet (fixiert). Dann wurden die Präparate in Paraffin eingeschlossen; hierbei macht der Autor aufmerksam, dass man das Präparat nicht zu lange in Alkohol und Xylol lassen dürfe. Schliesslich wurden die Präparate gefärbt in Hämatoxylin, Eisenalaun, Methylviolett, Gentanaviolett, Safranin u. s. w.

Der Autor bestätigt die allgemeine Ansicht, dass zwischen dem Erscheinen der Keratohyalin-Körnchen innerhalb der Zellen und den Veränderungen des Zellkerns zeitlich kein ursächliches Verhältnis besteht. Der Kern kann regressive Veränderungen zeigen, während in der Zelle keine Spur von Keratohyalin-Körnchen sichtbar ist. Der Kern der Epithelzellen der Haut (Epidermiszellen) verändert sich und geht zu Grunde; diese Veränderungen sind mit dem Absterben der Zellen verbunden. Es sei zu früh, meint der Autor, Keratohyalin und Eleidin-Klümpchen von einander zu scheiden; vielleicht besteht der Unterschied nur in den physikalischen Eigenschaften: die Keratohyalinkörnchen sind fest, die Eleidinklümpchen flüssig (Tropfen); ein Unterschied in chemischer Hinsicht kann vorläufig nicht gemacht werden. — In betreff der Fasern der Epithelzellen spricht der Autor von solchen Fasern, die in ganzen Bündeln mehrere Zellen durchziehen, — es sind solche Fasern schon von Ranvier in der Epidermis des Menschen gefunden und beschrieben worden, in einigen Fällen ziehen die Fäserchen der am tiefsten gelegenen Zellen des Stratum Malpighii zum Corium und bilden hier eine basale Membran. Es giebt, sagt der Autor, zwei Arten von Fasern: 1. dicke (starke) periphere, und 2. dünne (feine) intracelluläre. In diesen dünnen Fasern erscheinen die Keratohyalinkörner, diese vermehren sich und gehen in die interfibrilläre Substanz des Protoplasmas über. In dem Stratum lucidum der Haut füllen die Körner, indem sie zusammenfliessen, die ganze Zelle aus. Die dicken Fasern geben in dem Prozess der Hornbildung der Ablagerung der Hornsubstanz eine gewisse Richtung. Die ersten Spuren der Hornsubstanz erscheinen in der Peripherie der Zellen, und breiten sich von dort über die ganze Zelle aus. In den verhornten

Zellen ist ein Netzwerk feiner Fibrillen zu sehen. Dass die Verhornung sich nicht auf die intercellularen Brücken fortgesetzt, wird durch die Bildung der Zellmembran verhindert. Der Prozess der Verhornung der Zellen des Stratum Malpighi ist keine sekretorische Funktion der Zellen, sondern eine besondere physiologisch-regressive Metamorphose der Epidermis. —

42. N. L. Justow (Nr. 42) untersuchte das Tapetum lucidum des Hunde-Auges, sowohl ophthalmoskopisch als mikroskopisch. Der Verf. wollte die Frage beantworten: Ist das Tapetum des Hunde-Auges die Ursache der Grundfarbe des Augen-Hintergrundes, oder ist es nur die Ursache, dass das Pigmentstroma der Chorioidea in der Farbe erscheint, die man ophthalmoskopisch erkennt?

Der Verf. giebt zunächst eine litterarische Übersicht. Aus derselben sei besonders hingewiesen auf die Angabe Berlins, derzufolge der Hintergrund des Hundeauges ausserordentlich wechselnd in der Farbe ist. Die Tafel I der betreffenden Arbeit — vier verschiedene Bilder — legt auch davon ein Zeugnis ab. Der Autor stellte an 600 Hunden ophthalmoskopische Untersuchungen an, und dabei ergab sich: a) die Farbe des Tapetum lucidum ist nicht bei allen Hunden dieselbe, und zwar ist die Farbe so verschieden, dass von einem einheitlichen ophthalmoskopischen Bilde nicht die Rede sein kann; b) trotz der Verschiedenheit des ophthalmoskopischen Bildes können mehrere Typen festgestellt werden, cf. Taf. I.

1. Das Tapetum hat eine gelbliche Farbe von verschiedener Intensivität von Feurig-golden bis Golden, von intensivem Gelb bis zu Blassgelb (Citronengelb). Bisweilen sieht man an der Grenze des Tapetum lucidum u. des Tapetum nigrum eine grüne Zone oder einzelne grüne Flecken. (Fig. 2.)

2. Das Tapetum ist von grünlicher Farbe mit einem leichten gelblichen Anflug. (Fig. 3.)

3. Das Tapetum lässt einige Farben erkennen; der Contour eines solchen vielfarbigen Tapetum ist gelblich oder gelblich-grün; die Randzonen sind grün und erscheinen in der Peripherie bläulich. (Fig. 1.)

4. Das Tapetum ist von bläulicher Farbe.

5. Ein Tapetum ist nicht sichtbar, der Hintergrund des Auges erscheint stahlfarbig, violett, rosig oder rot.

Das Tapetum, besonders das vielfarbige (Typus 3) erscheint oft mosaikartig. Die ophthalmoskopisch sichtbare untere Grenze des Ta-

petum lucidum erstreckt sich bis in das Gebiet der Sehnerven-Papille, so dass die Grenzlinie durch die Mitte der Papille geht; selten liegt die ganze Papille im Gebiet des Tapetum lucidum. Noch seltener ist es, dass die untere Grenze nur bis zur Papille reicht, so dass die Papille im Bereich des Tapetum nigrum liegt.

Das Tapetum nigrum erscheint sehr verschiedenartig gefärbt: chokoladenfarbig, ziegelrot, kastanienfarbig, violett, rosig, rot, dunkel mit bläulichem oder blauem Schimmer.

Die Papilla nervi optici bietet in Bezug auf ihre Grösse, Form und Farbe auch vielfache Verschiedenheiten dar. Sie ist dreieckig, oval und rundlich. Die Farbe ist blass, blassrosig, rosig, bläulich, hell- oder dunkelblau. Entweder treten die Blutgefässe einzeln aus der Papille hervor oder aus einem Gefässbogen oder Gefässring.

Einzelne Autoren haben einen Zusammenhang zwischen der Farbe des Tapetum lucidum und der Farbe der Körperhaare sehen wollen. Der Autor hat auch nach dieser Richtung hin seine Untersuchungen ausgedehnt.

Er giebt pag. 15 eine bezügliche Tabelle; wir entnehmen daraus, dass er auf Grund von 448 Beobachtungen

- | | |
|-----------------------------|--------|
| 1. das gelbliche Tapetum in | 26,3 % |
| 2. „ vielfarbige „ „ | 49,1 % |
| 3. „ grüne „ „ | 15,2 % |
| 4. „ blaue „ „ | 2,5 % |

5. das violette, rote und stahlblaue zusammen in 6,9 %

Feststehende Beziehungen zwischen Körperfarbe und der Farbe des Tapetum lassen sich nicht nachweisen; es scheint vielmehr, dass beide ganz unabhängig von einander sind. Ganz abgesehen von der Farbe des Körpers ist das vielfarbige Tapetum das häufigste, dann folgt das gelbliche und grüne, und zuletzt das blaue und violette. — Die Einzelbeschreibungen und die Erörterungen über die verschiedene Hunderrassen können wir übergehen.

Im zweiten Teil der Arbeit erörtert der Autor die mikroskopischen Ergebnisse des Tapetum lucidum: er giebt eine kurze litterarische Übersicht (Hassenstein 1836 — Eschricht, Brücke u. s. w.), schildert seine Methoden (Härten der Augen in Müllerscher Flüssigkeit, Sublimat, Rabl'scher Flüssigkeit, Einbettung in Paraffin und Celloidin, Färben mit Erosin, Safranin, Fuchsin, Hämatoxylin u. a.), daneben untersuchte der Autor auch frisches Material.

Die (isolierten) Zellen des Tapetum lucidum sind von unregelmässigen Formen, sechseckig, fünfeckig, dreieckig; die Grenzen der Seiten sind

uneben, die Winkel nicht abgerundet. Es sind platte, eckige Scheiben (Fig. 1, 2 und 3). Wo sich ein Kapillargefäß einer Zelle anlagert, hat die Zelle einen Einschnitt. Die Grösse der Zellen ist beträchtlich 0,04—0,05 lang, 0,02—0,03 mm breit; der Kern der Zelle ist rundlich oder oval, liegt central oder excentrisch. Die einzelnen Zellen (frisch oder erhärtet) erscheinen gestreift; die Streifung ist sehr verschieden: meistens sieht man die Zellen längsgestreift, dann aber auch quergestreift, dann sieht man auch Längs- und Querstreifen an einer und derselben Zelle (Taf. II, Fig. 4) oder eine Schrägstreifung. Die Streifung hat ihren Grund in der Anordnung der Fasern, aus denen die Zellen bestehen. Beim Zerzupfen zerfällt die Zelle in feine und dünne Fäserchen, die oft länger als die Zelle selbst sind. Zwischen den Zellen liegen Kapillaren. Im Gebiet des Tapetum lucidum ist die Retina pigmentfrei, oder sie hat sehr wenig pigmentierte Zellen. — An Querschnitten kann man beobachten, dass das Tapetum aus mehreren Zellschichten besteht und zwar konnte der Verfasser einen grossen Wechsel in der Dicke und in der Anzahl der Zellschichten feststellen. Die Zahl der Schichten ist mitunter geringer als 10, aber steigt auch bis zu 13—17 Schichten; an den Rändern ist das Tapetum dünn. An dergleichen Schnitten kann auch festgestellt werden, dass die einzelnen Zellen des Tapetum nicht prismatische Scheiben sind, sondern kissenförmige Scheiben; die Zellen sind in der Mitte dick und ihre Ränder verdünnt. Man könnte sie vielleicht als platt linsenförmig bezeichnen.

Die vielen Einzelbeschreibungen des Autors müssen übergangen werden. Er untersuchte stets die einzelnen Tiere erst ophthalmoskopisch, dann später die Augen mikroskopisch. Seine Ergebnisse sind:

Brücke hat Recht, alle Farben rühren vom Tapetum her. Bei einer normalen Pigmentierung der Gefäßshaut sind alle Farben, auch die rote Farbe des Augenhintergrunds vom Tapetum abhängig. Auf diese Weise ist das Tapetum nicht die Ursache, durch welche das Pigment des Chorioidealstromas verändert wird, sondern es ist das Tapetum die Quelle des Lichts. Der Verfasser sucht dies durch folgendes zu begründen:

1. Die isolierten Zellen des Tapetum, nachdem sie von dem anliegenden Pigment der Chorioidea befreit sind, zeigten bei auffallendem Licht Farbenerscheinungen;

2. Flächenschnitte des Tapetum, die nur aus Zellen bestehen — ohne Pigmentschicht — bieten bei mikroskopischer Beobachtung mit auffallendem Licht genau dasselbe Bild dar, das das Tapetum im ophthalmoskopischen Bild gezeigt hatte.

3. Die individuelle Farbe des Pigments des Chorioidealstromas bleibt ganz ohne Einfluss auf die Farbe des Tapetum.

4. Bei dem Durchlassen farbiger Strahlen durch das Gesichtsfeld des Mikroskops oder bei Unterlegung farbiger Gläser wird die Färbung der Einzelzellen nicht verändert.

5. Bei ungleicher Anhäufung von Pigment in der Chorioidea der beiden Augen eines und desselben Hundes, erscheint das eine Auge beim Ophthalmoskopieren mit einem Tapetum, das andere Auge ohne Tapetum, aber niemals kam es vor, dass das Tapetum eines Auges in einer bestimmten Farbe, das Tapetum des andern Auges in einer andern Farbe erschien; — das hätte eintreten müssen, wenn das Pigment der Chorioidea auf die Farbe des Tapetum einen Einfluss ausüben würde.

44—45. Worobjew-Moskau liefert eine ausserordentlich fleissige, gründliche, auf grosse Reihen eigener Beobachtungen sich stützende Arbeit über die Form des äusseren Ohres beim Menschen (Nr. 44); in einem zweiten, ziemlich gleichzeitig erschienenen Aufsatz (Nr. 45) giebt er einen Auszug aus der grösseren Arbeit.

Ich habe bereits vor einiger Zeit dem Archiv für Anthropologie (Braunschweig-Vieweg) einen sehr genauen Bericht über die umfangreiche Abhandlung Worobjews eingesandt. Da die Abhandlung Worobjews wesentlich von dem Standpunkt der Anthropologie verfasst ist, so halte ich eine Wiedergabe des Inhalts in diesem anatomischen Bericht für überflüssig. Diejenigen, die sich für die genauen anatomischen Verhältnisse des äusseren Ohres interessieren, verweise ich auf meinen hoffentlich bald erscheinenden Bericht im Archiv für Anthropologie.

V. Nervensystem. Rückenmark. Nervenendigungen.

46. A. Ponjatowski-Nikolajew (Nr. 46) erörtert an der Hand der einschlägigen Litteratur die Frage, ob es möglich ist, den Verlauf der sensorischen Neurone am Rückenmark Amputierter zu verfolgen. Nach einleitenden Bemerkungen über das Brown-Sequardsche Gesetz, über die Arbeiten Edingers und Obersteiners, ist der Verfasser bemüht, den Charakter der Folgeerscheinungen festzustellen, die nach Schädigung des Neuronensystems eintreten. Dann fragt er, was für Veränderungen sind im Rückenmark als Folgen der Amputation der Gliedmassen zu erwarten? Bei jeder Amputation einer Gliedmasse werden zwei Systeme von Neuronen geschädigt, ein motorisches und ein sen-

sorisches System. Friedländer und Krause behaupteten, dass im Amputationsstumpf sich nur ein Teil der peripherischen Nerven konserviere, die übrigen Nervenfasern erlitten Veränderungen; spätere Forscher wollten gefunden haben, dass nur die sensiblen Nerven zu Grunde gingen, während die motorischen erhalten blieben. Weitere Untersuchungen haben die Irrigkeit dieser Anschauungen dargethan: es atrophieren beide Nervenfasern-Kategorien, die sensorischen wie die motorischen.

Der Verfasser verfolgt nun den Verlauf der motorischen und sensorischen Neuronen; von der vorderen resp. hinteren Wurzel der Rückenmarksnerven ausgehend erörtert er die Topographie der funktionellen Atrophie, d. h. der Atrophie derjenigen Neuronen, welche in physiologischem Zusammenhang mit den atrophierten Neuronen stehen. Solcher Systeme sind drei: die Pyramidenbahnen, das System der Clarkeschen Säulen und das System der Neuronen, deren Nervenzellen in der grauen Substanz liegen und im Kontakt mit den Endigungen der hinteren Wurzelfasern sich befinden (d. h. das System der sekundären sensorischen Neuronen.) In Berücksichtigung der Kreuzung der Nervenfasern im Rückenmark seien — so meint der Verfasser — folgende Veränderungen zu erwarten:

I. Auf der Rückenmarkseite, an welcher die Gliedmassen amputiert wurden.

1. Eine Verringerung der grauen Substanz infolge der Einwirkung folgender Ursachen: a) organische Atrophie der Nervenfasern der vorderen Wurzeln und der motorischen Nervenzellen; b) organische Atrophie der starken endogenen Nervenfasern der hinteren Wurzeln und der dazu gehörigen Nervenzellen; c) organische Atrophie aller in die graue Substanz eintretenden hinteren Wurzelfasern, sowohl der feinen wie der starken, auch der Koellikerschen Bündel; hierher gehört auch die Atrophie der Kollateralen, die zum vorderen Horn und zur Clarkeschen Säule ziehen; d) funktionelle Atrophie der Endigungen der Pyramidenbahnen; e) funktionelle Atrophie der Kommissurenzellen, die die sich kreuzenden Nervenfasern ausgehen lassen.

2. Ein Feinerwerden der vorderen Wurzelfasern während ihres intramedullaren Verlaufes (d. h. während ihres Verlaufes im Rückenmark).

3. Ein Schmälerwerden der hinteren Stränge; bei der Amputation der unteren Extremität wird im Niveau der Lenden-Anschwellung der Burdachsche Strang, höher hinauf auch der Gollische Strang verschmälert sein. Bei Amputation der oberen Extremitäten wird nur der Bur-

dachsche Strang verschmälert sein. Ferner darf man eine geringere Verschmälnerung des hinteren Stranges, nämlich des Burdachschen Stranges innerhalb des Eintrittes der Atrophie der hinteren Wurzel erwarten.

4. Eine Verschmälnerung des hinteren Abschnittes des Seitenstranges infolge der funktionellen Atrophie der lateralen Pyramiden- und der Kleinhirnbahnen.

5. Eine Verschmälnerung des Vorderstranges infolge der funktionellen Atrophie der ungekreuzten Pyramidenbahnen, wenn solche Bahnen vorhanden sind; diese Verschmälnerung kann nur eintreten bei der Amputation der oberen Extremität.

II. Auf der dem Amputationsglied entgegengesetzten Rückenmarkseite.

1. Verschmälnerung des vorderen Abschnittes des Seitenstranges infolge der funktionellen Atrophie der nicht gekreuzten sensorischen Bahnen.

Bei dieser Übersicht der Veränderungen sind ausgelassen: die mögliche Verringerung des hinteren Horns infolge der Atrophie der gekreuzten Kollateralen der hinteren Wurzelfasern und der Atrophie der kurzen Kommissurenfasern.

Es sind diese Veränderungen fortgelassen, weil sie nur gering sein können und meistens gar nicht stattfinden.

Im weiteren prüft nun der Verfasser an der Hand der bisher in betreff des Rückenmarks bei Amputierten gemachten Veröffentlichungen die einzelnen Befunde, in wie weit seine Vermutungen bestätigt werden oder nicht. Er stellt 38 Fälle in tabellarischer Form zusammen und knüpft daran Schlussbemerkungen.

Er findet bestätigt die Verringerung der grauen Substanz im allgemeinen (siehe oben 1, a—e), aber nicht bestätigt die Atrophie der Endverzweigungen der Pyramidenbahnen und die Atrophie der Kommissurenzellen Lenhosséks.

In betreff der Veränderungen in den Vordersträngen und den Seitensträngen sind die Mitteilungen nur spärlich, doch werden im allgemeinen alle Vermutungen bestätigt, auch diejenigen in betreff der Pyramidenbahnen. Deshalb bezieht sich der Verfasser insbesondere auf die Arbeit von Tschernyschew. (cf. den Bericht in den Ergebnissen, Bd. III, 1895, pag. 382, Nr. 18).

Den Schluss macht ein Verzeichnis der benutzten Litteratur. (37 Nummern.)

47. Mühlmann-Odessa (Nr. 47) beschreibt auf Grund genauer Untersuchungen die Veränderungen der Nervenzellen des Rückenmarks in verschiedenem Lebensalter. — Weil unterdessen die Ergebnisse der Untersuchungen auch deutsch veröffentlicht sind: (Weitere Untersuchungen über Veränderung der Nervenzellen in verschiedenem Alter, im Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 58, Bern 1901, pag. 231—247 mit Taf. XII und XIII), so kann ich hier von einem Referat absehen.

48. Dogiel, Professor der Histologie an der Universität zu St. Petersburg (Nr. 48), gehört zu denjenigen Forschern, die sich ganz besonders mit der Methode der Färbung des Nervensystems mittelst Methylenblau beschäftigt haben. Er hat sich davon überzeugt, dass diese vortreffliche Methode in Hand- und Lehrbüchern noch viel zu wenig berücksichtigt worden ist. Nur in den Grundzügen der mikroskopischen Technik für Zoologie und Anatomie von A. Lee und P. Mayer, sowie in der russischen Übersetzung des Lehrbuchs der Histologie von P. Stöhr sind einige aber nicht vollständige Anleitungen zum Gebrauch der Methylenmethode gegeben. Dieser Umstand hat den Verfasser veranlasst, auf Grund seiner langjährigen Erfahrung eine ausführliche Anleitung der Färbungsmethode zu liefern, die er unter Leitung seines ehemaligen Lehrers, Prof. Arnstein-Kasan entschieden vielfach gefördert und weiter ausgebildet hat.

Einen Auszug zu geben ist nicht möglich — es müsste alles übersetzt werden; jedoch scheint es mir ausreichend, wenn ich hier auf dieses Büchlein aufmerksam mache. Dogiel hat in seinen — vielfach auch deutsch publizierten — Arbeiten schon verschiedene Male seine Verbesserungen der Ehrlichschen Färbungsmethode mitgeteilt, sodass die sich damit beschäftigenden Forscher an anderen Orten das leicht finden werden, was ich ihnen hier doch nur unvollständig bieten könnte. —

49. A. W. Rachmanow untersuchte beim Menschen die Nerven-Endigungen der Blutgefäße (Nr. 49). Er fand in unmittelbarer Nähe der Aorta abdominalis Pacinische Körperchen, eine von Koelliker längst beschriebene Thatsache. Der Verfasser hebt aber hervor, dass die Körperchen nicht allein in dem lockeren, die Aorta einhüllenden Bindegewebe liegen, sondern auch in der eigentlichen Tunica adventitia, sodass sie mitunter bis an das Muskelstratum heranreichen — die Körperchen gehören offenbar zur Aorta selbst. Die Zahl der Körper-

chen ist sehr gross, oft konnte man an einem Querschnitt 2—3 derselben sehen, sie liegen oft dicht bei einander.

Auffallenderweise konnten an der Aorta thoracica keine Vater-Pacinischen Körperchen entdeckt werden; wohl aber wurden grosse Pacinischen Körperchen entdeckt in der äusseren Hülle der Vena cava ascendens bei Meerschweinchen.

An Präparaten, die mit Methylen gefärbt waren, konnte man ferner sehen, dass einige der markhaltigen Nervenfasern aus der T. adventitia in die Muskulatur eindrangen, — hier zerfielen die Fasern in dichotomisch sich teilende Äste, die ihr Mark verlieren und in feine, hier und da etwas verbreiterte Endigungen sich auflösen. Die Endigungen liessen sich in das intermuskuläre Bindegewebe hinein verfolgen.

51. Kitmanow-Tomsk (Nr. 51) hat im histologischen Laboratorium der Universität zu Tomsk unter Leitung des Prof. A. J. Smirnow die Nervenendigungen an den Lymphgefässen der Säugetiere untersucht. Der Autor giebt zuerst eine historische Übersicht unserer Kenntnis des Lymphgefässsystems und der Beziehung resp. Abhängigkeit des Lymphgefässsystems vom Nervensystem — das können wir hier alles übergehen. Dann wendet sich der Autor zu seiner Methode der Untersuchung. Die Silbermethode (Golgi), die Goldmethode (Cohnheim, Ramon, Löwitt) entsprachen den Anforderungen des Autors nicht. Er benutzte hauptsächlich das Methylenblau, indem er die gelöste Farbe, $\frac{1}{16}$ — $\frac{1}{10}$ % in einer wässrigen Salzlösung, wie üblich, in das Blutgefässsystem von der Art. carotis comm. einspritzte; daneben färbte er einzelne Gewebstückchen direkt (Dogiel), später wurden die Präparate mit pikrinsaurem Ammoniak behandelt. — Als Untersuchungsmaterial wurden benutzt Hunde und Katzen — ausserdem Hoden und Samenstrang eines frisch getöteten Kalbes. 150—350 ccm wurden zur Injektion eines ganzen Tieres verwendet; es ist zu beachten, dass die Injektion vollständig ist; im allgemeinen genügen 250 ccm der Färbeflüssigkeit, um Augenlider, Auge u. s. w. gut zu färben. In 15—20 Minuten nach Beendigung der Injektion ist das Tier zu öffnen und das Organ zu untersuchen. — Als Ergebnis stellt der Autor folgende Behauptungen auf: 1. Die Lymphgefässe sind sehr reich an Nerven. 2. Die Nervenstämmchen, welche die Lymphgefässe begleiten, bestehen grösstenteils aus marklosen und zum kleineren Teil aus markhaltigen Nervenfasern. 3. Ein Teil dieser Stämmchen geht unmittelbar von dem nächstliegenden Stamm eines sympathischen Nerven ab und ist stellen-

weise mit Nervenzellen versehen, die in kleinen Knötchen angesammelt sind; ein anderer Teil der Nervenstämmchen kommt von den Nerven, welche die Vasa vasorum lymphaticorum begleiten. 4. Die Nerven der Lymphgefäße sind nach ihrer physiologischen Bedeutung zu teilen in a) sensible, b) motorische, c) sekretorische Nervenfasern. 5. In den Wänden der Lymphgefäße sind einige Nervengeflechte eingelagert, und zwar: a) ein Hauptgeflecht, das in der Adventitia liegt und zwar in den oberflächlichen Schichten der Tunica advent., b) ein supermuskuläres, das eigentlich nur eine tiefere Schicht des ersteren ist, c) ein intermuskuläres und ein subendotheliales. 6. Aus jedem einzelnen der genannten Geflechte gehen Nervenfasern ab, die bald sensible, bald motorische Endigungen haben. 7. Die sensorischen Endigungen befinden sich im Bindegewebe aller 3 Hüllen der Lymphgefäße und sind baumförmig verzweigte Gebilde; die motorischen Endigungen erscheinen unter der Form feiner Netze, die den Muskelfasern anliegen. 8. Aus dem Vorhandensein einer solchen Menge von Nerven und Nervenendigungen in den Wänden der Lymphgefäße muss man schliessen, dass das Nervensystem unzweifelhaft einen grossen Einfluss auf die Absonderung und Fortbewegung der Lymphe hat.

52. A. Nemilow untersuchte die Nerven des Darmkanals der Amphibien (Nr. 52). Er kommt zu denselben Ergebnissen wie sie seinerzeit Dogiel am Darmkanal der Säuger gewonnen hat. Nemilow arbeitete mit der Ehrlichschen Methylenblaufärbung und untersuchte den Darmkanal von *Rana temporaria*, *Rana esculenta*, *Bufo vulgaris*, *Bombinator igneus*, *Proteus sanguineus*, *Salamandra maculosa* und *Siredon pisciformis*.

Der Plexus myentericus (Auerbach) zwischen den Längs- und Ringmuskelschichten hat vom Anfang bis zum Ende des Darms durchweg den gleichen Charakter. Ausserdem liegt bei Amphibien unterhalb der Muscularis mucosae ein zweites aus marklosen Nervenfasern bestehendes Geflecht. In diesem Geflecht hat der Verf. keine echten Nervenzellen auffinden können; freilich färbten sich auch in diesem Geflecht Zellen, welche an Nervenzellen erinnerten, aber es liess sich nachweisen, dass diese Elemente in keiner Beziehung zu den Nervenfasern standen. Das Auerbachsche Geflecht enthält zahlreiche gruppenweise bei einander liegende sympathische Nervenzellen; die Gruppen sind von Bindegewebe umgeben und können deshalb als typische Ganglien aufgefasst werden.

In diesen Ganglien kann man drei verschiedene Typen (sympathi-

scher) Nervenzellen unterscheiden; die Dendriten der Zellen eines und desselben Typus gehen in einander über; zwischen den Dendriten der Zellen verschiedenen Typus besteht nur ein Kontakt. Die drei Typen gleichen den drei Zellen-Typen Dogiels: I. Typus: Zellen von beträchtlicher Grösse mit einem langen und feinen Achsencylinderfortsatz und mehreren kurzen Dendriten; Zellenleib verschiedenartig gestaltet, dreieckig, oval, kugelig, eckig. II. Typus: Zellen vollkommen rund oder óval, selten eckig; die Dendriten lang und dünn, gewöhnlich nur 3—4, — sie sind nicht so stark verzweigt, sie treten in die Faserbündel des Auerbachschen Plexus ein und haben einen Achsencylinderfortsatz, der eine Anzahl Kollateralen abgiebt. III. Typus stellt gewissermassen eine Zwischenform zwischen den Zellen des I. und II. Typus dar.

Ausser diesen echten Nervenzellen finden sich auch Gebilde, die den Nervenzellen sehr ähnlich sind, aber nichtsdestoweniger mit ihnen nichts gemein haben. Lawdowski hat diese Zellen für „nervös“ gehalten; der Verf. stellt die Zusammengehörigkeit mit dem Nervensystem direkt in Abrede und nennt sie Pseudonervenzellen. (Es sind offenbar dieselben Gebilde, die Koslowski als „zweifelhafte nervöse Zellen“ bezeichnet hat.)

Die Nervenfasern endigen in zwiefacher Weise: Die cerebralen Nervenfasern endigen pericellulär, die sympathischen Nervenfasern endigen intercellulär. In betreff der pericellulären Geflechte sagt der Verf.: Eine markhaltige (cerebrospinale) Nervenfasern tritt an ein Ganglion heran und teilt sich in mehrere Äste, die noch markhaltig sind. Der einzelne Ast verliert seine Markhülle, bildet eine Spirale um den Fortsatz einer sympathischen Zelle und setzt sich in ein Geflecht innerhalb der Kapsel fort — dieses pericelluläre Geflecht ist unter der Kapsel der Zelle gelegen, er vereinigt sich aber niemals mit dem Protoplasma der Zelle.

Im Gegensatz dazu wird das intercelluläre Geflecht von sympathischen Fasern gebildet — die Nervenfasern, markhaltige wie marklose, treten an ein Ganglion heran. Nachdem die markhaltigen Fasern ihre Markhülle verloren haben, treten sie in das Ganglion ein und teilen sich sofort in feine Fäden, welche sich weiter teilen. Auf diese Weise entsteht eine filzartige Masse, die den Zwischenraum zwischen den Nervenzellen ausfüllt. Diese feinsten Nervenfasern treten niemals in unmittelbare Berührung mit den Nervenzellen selbst; sie sind durch eine Hülle (Kapsel) von dem Zelleib geschieden. — Der Unterschied der beiden Geflechte ist sofort zu erkennen: das pericelluläre Ge-

flecht liegt unter der Hülle der sympathischen Zelle, das intercelluläre Geflecht liegt stets ausserhalb der Hülle.

In den glatten Muskelfasern des Darms endigen sowohl marklose Nervenfasern mittelst besonderer Apparate. Eine markhaltige Faser teilt sich in zahlreiche markhaltige Äste, — jedes Ästchen verliert plötzlich seine Markscheide und zerfällt in ein ganzes Bündel feinsten variköser Fädchen; die letzten verästeln sich abermals in allerfeinste Fädchen, die im Bindegewebe zwischen den glatten Muskelfasern liegen und mit kleinen Anschwellungen enden. Eine jede der feinsten, platt endigenden Fibrillen tritt in eine einzelne Muskelfaser heran, bleibt aber an der Oberfläche und tritt nicht in das Innere der Zelle hinein. Bisweilen legen sich an eine Muskelzelle mehrere derartige Endplättchen an. Die marklosen Nervenfasern teilen sich in Äste, die miteinander anastomosieren und ein Netz mit langen rechtwinkligen Maschen bilden; dieses Netz umgiebt wie ein Futteral ein Bündel von Muskelfasern. Von diesem Netz oder Geflecht ziehen Nervenfasern ins Innere der Muskelbündel, laufen in den Bindegewebssepten und treten schliesslich an die einzelnen Muskelzellen heran; sie stehen mit den Muskelzellen in äusserst naher Kontaktverbindung durch flache Endscheiben; bisweilen bilden die Endfäserchen um die Muskelzelle eine Spirale. Die Endscheiben sind selten rund, meist blattförmig. Ein Endigen der Nerven in den Muskelzellen wurde nicht beobachtet. Diese Art der Nervenendigungen ist wahrscheinlich motorischer Natur.

Es endigen auch markhaltige Nervenfasern in der Tunica mucosa zwischen den Epithelzellen. Die in die Schleimhaut eintretenden Nervenfasern verlieren ihre Markhülle und bilden ein dichtes Geflecht markloser Fasern, die sich dichotomisch teilen, wobei die Endzweige mit kleinen Anschwellungen und Verdickungen endigen, die im Bindegewebe der Tunica mucosa liegen. Andere Fäden endigen unter dem Epithel, und wieder andere gehen senkrecht in das Epithel hinein und endigen mit kleinen Anschwellungen in den Räumen zwischen den Epithelzellen.

Schliesslich ist noch hervorzuheben: die den Darmkanal versorgenden markhaltigen Nervenfasern sind zuweilen verschiedenen Ursprungs: sie stammen von den Nerven ausserhalb des Darmkanals und dringen durch das Mesenterium in die Wand ein; die anderen Fasern sind Fortsätze der sympathischen Nervenzellen in der Wand des Darmrohrs.

53. Koslowsky untersuchte (Nr. 53) im anatomisch-histologischen Institut der K. Universität zu St. Petersburg unter Leitung des Professors

A. S. Dogiel die Nerven der Speiseröhre bei Säugetieren. Der Verfasser giebt zuerst eine litterarische Übersicht in betreff der Untersuchungen von Nerven der Speiseröhre; er berichtet über Remak (1858), Koelliker (1867) und Kleins Handbuch der Gewebelehre (1871) und ferner über die Mittheilungen von Goniajew, Kowalewsky, Arnstein, Ranvier, Lawdowski, Retzius, Gliński, Smirnow, Monti, Ramon y Cajal, Capparelli, E. Müller, Berkley, La Villa, Kitmanow u. a.

Koslowsky untersuchte die Nerven mit Hülfe der Ehrlichschen Methode (Methylenblau). Es wurde der Farbstoff entweder in die Blutgefässe des Thieres oder einfach in die Brusthöhle eingespritzt, oder das herausgenommene Organ wurde direkt mit der Farbenflüssigkeit behandelt. Die untersuchten Thiere waren: Kaninchen, Meerschweinchen-Katze, Hund, weisse Ratte.

Der Abhandlung sind drei vortreffliche Tafeln beigegeben, auf denen die Nervengeflechte, Nervenzellen und Nervenendigungen deutlich dargestellt sind.

Die Ergebnisse lassen sich folgendermassen zusammenfassen: Der Hauptplexus der Nerven, welche den Ösophagus versorgen, liegt in dem peri-ösophagealen Bindegewebe; von hier aus dringen die Nervenfasern sowohl in die äussere Schicht der Muskelhaut (Auerbachscher Plexus des Darmrohres) als auch in die submuköse Schicht hinein, wo sie einen Plexus bilden. Die drei Plexus (Hauptnervenplexus, intermuskulärer und submuköser Plexus) bestehen sowohl aus markhaltigen wie marklosen Nervenfasern. Die markhaltigen Fasern des Hauptplexus wie der intermuskulären sind nicht von gleichartiger Beschaffenheit: sie sind von verschiedener Stärke, die Markhüllen zeigen stellenweise Unterbrechungen; auch die Stärke der marklosen Nervenfasern ist verschieden. —

Sowohl im Hauptplexus, wie im submukösen Plexus finden sich sympathische Nervenzellen, einzeln oder in Gruppen bis zu 20 und 30; in dem submukösen Plexus konnten keine sympathischen Nervenzellen nachgewiesen werden. — (Der Verfasser bezeichnet die in Rede stehenden sympathischen Nervenzellen zugleich als „gangliöse“ — ich halte diesen Zusatz für durchaus überflüssig und nicht gerechtfertigt; die Bezeichnung „Nervenzellen“ genügt vollkommen.) — Die sympathischen Nervenzellen sind von verschiedener Grösse: 0,0408—0,0102 mm Länge, 0,0272—0,0068 Breite, von verschiedener Gestalt, rund, sternförmig, spindelförmig, birnförmig, unregelmässig vieleckig. Die Nervenzellen haben einen Nervenfortsatz und mehrere (1—8) Dendriten; der Körper

besteht aus Protoplasma, enthält einen Kern und ist von einer besonderen Membran umgeben.

Die Nervenzellen (der Speiseröhre) sind in drei untereinander verschiedene Arten zu teilen; (der Verfasser sagt Gruppen, aber er meint Arten).

1. Zellen mit einem Nervenfortsatz und mit kurzen, glatten Dendriten, welche kurze, verästelte Endfortsätze besitzen (cf. Fig. 4).

2. Zellen mit einem Nervenfortsatz und mit sehr langen, bisweilen innerhalb der Zellenanhäufungen (Ganglien) sich verästelnden, meist aber heraustretenden Dendriten.

3. Zellen mit einem Nervenfortsatz und mit langen Dendriten, deren Äste innerhalb der Zellenanhäufungen bleiben und um die Zellen selbst Geflechte bilden (cf. Fig. 6).

Die sympathischen Nervenzellen der ersten Art gleichen den Nervenzellen, die Dogiel für das Magendarmrohr der Säugetiere als Zellen des ersten Typus, la Villa als Dogielsche Zellen beschrieben hat. Die Nervenzellen der zweiten Art gleichen den Nervenzellen des zweiten Typus Dogiels, der von la Villa als Zellen des Ramon y Cajalschen Typus beschrieben werden, die sympathischen Nervenzellen der dritten Art gleichen vollkommen denjenigen Nervenzellen, welche Dogiel als Zellen des zweiten Typus im Magendarmkanal der Säugetiere beschrieben hat. In den Ganglien der Speiseröhre finden sich Nervenfasern, die nicht bis an ihren Ursprung verfolgt werden können; doch hält der Verfasser die Annahme für berechtigt, dass ein Teil dieser Nervenfasern die intercellulären und ein anderer Teil die pericellulären Plexus (im Sinne Dogiels) bildet.

Der Verfasser unterscheidet ferner unter den Nervenfasern einige Arten: (er sagt nicht richtig: Gruppen), nämlich Nervenfasern erster Art: sie sind markhaltig oder marklos, ihre Endverzweigungen sind nach Dogiel als intercelluläre Geflechte aufzufassen; sie entsprechen den gleichnamigen Geflechten Dogiels im Magendarmrohr der Säuger. Als Nervenfasern zweiter Art bezeichnet der Verfasser diejenigen Fasern, welche die pericellulären Geflechte bilden, sie sind aber ohne Ausnahme marklos; sie erinnern an jene sensiblen Nervenapparate, welche in den bindegewebigen Hüllen, im Herzen, im Kehlkopf u. s. w. angetroffen werden.

Ausser diesen, den zweifellos sympathischen Nervenzellen, finden sich in der Speiseröhre der Säugetiere auch solche Zellen, die, trotzdem sie jenen ähnlich sind, doch gewisse Zweifel in betreff ihrer Zugehörig-

keit zu dem Nervensystem erwecken. Der Verfasser nennt sie „zweifelhaft nervöse Zellen“.

In der quergestreiften Muskulatur des Ösophagus enden die markhaltigen Nervenfasern in motorischen Endplättchen; die Nervenfasern behalten entweder ihre Markhülle bis zur Muskelfaser oder verlieren sie schon früher. Die motorischen Endplättchen der Speiseröhre unterscheiden sich ihrer Gestalt nach von ähnlichen Endplatten in anderen Organen.

In den Blutgefässen der Muskulatur der Speiseröhre, (Arterien wie Venen), bilden die Nervenfasern zwei Geflechte, an denen das eine in der Adventitia, das andere in der Muskelhaut liegt. —

54. Nedzwiedzki-Moskau (Nr. 54) hat sich mit der Anatomie und Physiologie des *N. vagus* beschäftigt. Er hat bereits vor einiger Zeit eine Arbeit veröffentlicht: „Zur Frage über die Veränderungen des Nervensystems und der inneren Organe nach der Resektion des Nervus vagus und *N. splanchnicus*“ (Bull. de la société des Naturalistes de Moscou, 1896. Nr. 3), und an die dort niedergelegten Äusserungen und litterarischen Mitteilungen knüpft er an. Er sagt: Der sogen. Kern (Nucleus) des Vagus am Boden des vierten Ventrikel wird von vielen Autoren für den gemeinsamen Anfang der drei Nervi vagus, accessorius und glossopharyngeus gehalten; es fehlt jedoch dabei die Angabe, welcher Teil des erwähnten Kerns auf einen jeden der drei Nerven kommt. Einige Autoren geben eine Beziehung des *N. vagus* zum Funiculus solitarius und zum Nucleus ambiguus zu, andere nicht. Eine Reihe von Versuchen, die der Verf. angestellt hat, ergeben: 1. dass der aus einer grossen Anzahl oft bipolarer Zellen bestehende intramediale Teil des sogen. Nucleus des Vagus ausschliesslich dem Vagus angehört und das Centrum bildet, in welchem die sensorischen Fasern endigen, die in den Stamm des Vagus aus der Brust- und der Bauchhöhle treten; 2. dass ein grosser Teil des Funiculus solitarius und der grösste Teil des Nucleus ambiguus dem Vagus angehören; — Nach Resektion dieser Nerven am Halse wurde der Funiculus solitarius kleiner und der Nucleus ambiguus atrophisch. — Wird der bezügliche motorische oder gemischte Nerv bei jungen oder erwachsenen Tieren durchschnitten, so wird Atrophie des erwähnten motorischen Kerns beobachtet.

VI. Allgemeine Histologie. Lehre von der Zelle.

53. (Saint-Hilaire (Nr. 53)) in St. Petersburg hat eine kleine, aber ganz vortreffliche Anleitung zu histologischen Arbeiten für An-

fänger geschrieben. Nach einer kurzen Einleitung über den Gebrauch des Mikroskops werden der Reihe nach aufgeführt die bei mikroskopischen Arbeiten notwendigen Instrumente, die Gefässe, Gläser u. s. w. Dann wird die Anfertigung von Präparaten beschrieben, das Zerzupfen der Gewebeteile, das Anfertigen der Schnitte. Hierbei wird in sehr zweckmässiger Weise zuerst die Anwendung des Rasiermessers empfohlen, sowohl, um feste, frische Gewebe, als auch um erhärtete Stücke zu schneiden. Weiter erst wird die Einbettung der Gewebe in Celloidin oder Paraffin empfohlen, und dann das Schneiden derselben mittelst eines Mikrotoms. Von der Beschreibung und Aufzählung der verschiedenen komplizierten grossen Mikrotome sieht der Verf. ab und giebt nur die Abbildung eines kleinen sogen. Hand-Mikrotoms. Genau genommen ist das eigentlich kein Mikrotom, sondern nur ein Apparat, um die Präparate zu halten, während die Schnitte mittelst eines Rasiermessers geführt werden. (Ich weis nicht, wer der Erfinder dieses einfachen und zweckmässigen Apparats ist — ich meine, dass Ranvier den Apparat zuerst beschrieben hat, — Schieferdecker hat den Apparat später etwas modifiziert.) — Weiter befindet sich eine Beschreibung des Verfahrens, wie Präparate in Celloidin oder Paraffin einzubetten und zu behandeln sind; Beschreibung des Einbettens der Schnitte in Glycerin, Damarlack und Canada-Balsam u. s. w. Dann giebt der Verf. ein Verzeichnis der Reagentien und eine Reihe Vorschriften, nach denen bestimmte Präparate in der Untersuchung zu behandeln sind, im Gegensatz zu den frisch zu untersuchenden. Dann folgen die praktischen Beschäftigungen 1. Bau der Zellen (8 Fig.), 2. Teilung der Zellen (4 Fig.), 3. Cylinder- und Flimmerepithelien (6 Fig.), 4. Platten- und Drüsenepithelien (6 Fig.), 5. Glatte und quergestreifte Muskeln (7 Fig.), 6. Nervenzellen und Nervenfasern (6 Fig.), 7. Blut und Lymphe (4 Fig.), 8. Bindegewebe: embryonales, retikulares, lockeres, pigmentiertes (7 Fig.), 9. Bindegewebe; Fettgewebe, Sehnen- gewebe, elastisches Gewebe (7 Fig.), 10. Knorpel und Knochen (7 Fig.). — Das Büchlein ist reichlich mit — was besonders rühmend hervorzuheben ist — durchaus originalen Abbildungen versehen, und allen denen, die der russischen Sprache mächtig sind, bestens zu empfehlen. —

56. Argutinsky-Kasan (Nr. 56) giebt ein Verfahren an, um Celloidinschnitte aufzukleben. Nach einer ausführlichen Schilderung des Verfahrens bei Paraffin-Schnitten und nach einer kritischen Erörterung, warum dasselbe Verfahren für Celloidinschnitte nicht verwendbar ist, giebt der Verf. sein neues Verfahren an.

Man reinigt die erforderliche Anzahl von Objektträgern sorgfältig von Fett, und bringt auf jeden Objektträger ein kleines Tröpfchen von Paul Meyerschem Glycerin-Eiweiss, das gleichmässig verrieben wird; dann wird durch Erwärmen des Objektträgers das Eiweiss zum Gerinnen gebracht. Das Schneiden des Präparats geschieht, wie gewöhnlich, mit 70% Alkohol. Jeder einzelne Schnitt wird mittelst eines Pinsels von Mikrotom-Messer in ein Schälchen mit 70% Alkohol gebracht, wird sorgfältig ausgebreitet und dann mittelst eines Präparaten-Löffels aufs Objektglas übertragen und reichlich mit Alkohol bedeckt. Er bleibt faltenlos liegen, ohne am Glase zu kleben. So verfährt man auch mit den folgenden Schnitten. Man kann das Übertragen beliebig unterbrechen; man kann die Schnitte stundenlang auf dem Glase liegen lassen; es ist nur dafür Sorge zu tragen, dass jeder Schnitt reichlich mit Alkohol überdeckt bleibt und dass er nicht austrocknet. — Sind die Schnitte in gewünschter Anzahl faltenlos auf dem Objektträger geordnet, so wird mittelst Filtrierpapiers vorsichtig der Alkohol aufgesogen. Jetzt wird ein etwa 8—12 mal gefalteter Streifen von glattem Filtrierpapier auf dem Objektträger gelegt. Durch wiederholtes starkes Streichen mit dem Finger wird das Filtrierpapier angepresst; dadurch wird der letzte Alkohol vom Objektglas und von den Celloidinschnitten fortgesogen, und die Schnitte werden dadurch an die Eiweisschicht angedrückt: die Schnitte sind nun aufgeklebt. Nun wird der Papierstreifen fortgenommen, das Objektglas mit den fest angeklebten Schnitten sofort — damit der Schnitt nicht austrockne — in ein Gefäss mit destilliertem Wasser gelegt. — Hier können die Gläser liegen bleiben, bis man die Schnitte färbt. •

57. Rudnew untersuchte (57) die genetischen Beziehungen zwischen Amitose und Mitose. Mit dem Namen Mitose (der ältere Ausdruck Karyokinese wird selten gebraucht) bezeichnet man bekanntlich die sog. indirekte Teilung der Zellen, bei der im Innern des Kerns eine besondere fadenförmige Gruppierung und Anordnung der Kernsubstanz erfolgt, — das Ergebnis ist eine Vermehrung der Zellen. Wird der Kern einfach eingeschnürt, ohne dass die Kernsubstanz sich regelmässig gruppiert hat, so spricht man von einer direkten Kernteilung, der sog. Amitose. Nach der allgemeinen Annahme ist es wahrscheinlich, dass das Ergebnis der Amitose keine Vermehrung der Zellen bedeutet, sondern nur eine Vermehrung der Kerne. Die Amitose kommt vielmehr bei Zellen vor, die zu Grunde gehen, sowohl bei Leukocyten wie bei Epithelzellen. (cf. Boehm-Davidoff, sowie Stöhr, Lehrbuch

der Histologie.) Soviel als Einleitung. Der Verfasser untersuchte nun die Furchung der Eier der Knochenfische, um festzustellen, inwieweit genetische Beziehungen zwischen beiden Formen der Zellteilung bestehen. Er liefert an der Hand einer Anzahl von Figuren ausführliche Beschreibungen der einzelnen Zellformen, die wir natürlich hier nicht wiederholen können. Der Verfasser behauptet, dass zwischen den beiden Formen der Zellteilung manchmal eine genetische Beziehung konstatiert werden kann, und dass an grösseren Blastomeren ohne besonderen Nachteil für das Leben des Individuums die Amitose einer komplizierten Mitose vorhergehen kann. Er sagt ausdrücklich manchmal, da gewisse Thatsachen dafür zeugen, dass in den frühesten Stadien der Eifurchung bei Knochenfischen auch Karyokinese (Mitose) vorkommt. Somit kann die beschriebene Eigentümlichkeit für eine flüchtige atavistische Erscheinung angesehen werden, die jedoch die normale Entwicklung des Individuums nicht beeinträchtigt. Es konnte beobachtet werden, dass direkte Teilung einer einfachen Mitose, bei der die Beziehung zwischen den Chromatin- und Achromatinfiguren nicht so kompliziert ist, wie bei den Gewebszellen, vorausgeht. Diese Eigentümlichkeit hängt von der Struktur des Kerns und des Plasmas ab. Da, wo der Kern einfach gebildet ist und weder einen Nucleolus noch Chromatin besitzt, geht auch die Furchung des Kernes auf direktem Wege vor sich. Allein infolge gewisser Eigentümlichkeiten in der Struktur des Plasmas geht die Amitose unter Einwirkung einer sehr grossen Attraktionssphäre vor sich, die aber kein Centrosoma in sich schliesst. Anstatt eines Centrosomas sieht man in derselben viele verwirrte protoplasmatische Knoten, von denen aus nach allen Seiten hin radiale Strahlen ausgehen. Es sei möglich, meint der Verfasser, dass — da die direkte Teilung unter Einwirkung von Attraktionssphären vor sich geht — sich keine Kennzeichen von Degeneration darbieten. — In Blastomeren mit einem gut differenzierten Kern sehen wir indirekte Teilung (Mitose). Solch ein Kern mit scharf begrenzter Membran, mit Chromatin, mit einer Attraktionssphäre und deutlichem Centrosoma kann sich nicht durch einfache Furchung direkt teilen. Bei einem solchen Kern kommt es zur Karyokinese (Mitose). Man kann also sagen, dass das wesentliche bei der Karyokinese (Mitose) in der Teilung des Chromasomas besteht, während bei der Amitose der ganze Kern sich in zwei Hälften teilt.

Wenn man die sich teilenden Eier der Knochenfische mit gewöhnlichen Gewebszellen vergleicht, so kann man bei den Eiern in den frühen Stadien der Entwicklung die direkte Teilung als einen normalen Prozess, als eine relativ sehr rasch verlaufende Karyokinese betrachten; bei den

gewöhnlichen Gewebszellen dagegen ausschliesslich Karyokinese (Mitose) in sehr komplizierter Form. In den Blastomeren ist eine sehr starke Entwicklung der Attraktionssphäre im Vergleich zu derjenigen der Kernsubstanz; in den Gewebszellen umgekehrt eine starke Entwicklung des Kerns gegenüber einer schwachen Entwicklung der Sphäre; bei den Blastomeren passive Mitwirkung des Kerns bei Bildung der Teilungsfiguren; bei den Gewebszellen augenscheinlich zuweilen eine aktive Rolle des Kerns.

58. A. Nemilow-St. Petersburg (Nr. 58) untersuchte die amitotische Zellteilung 1. an den grossen Zellen des Epithels der Harnblase, und 2. an der lymphoiden Schicht der Leber bei Amphibien. Er berichtet hier zunächst nur über seine Erfahrungen an den Blasen-Epithelzellen bei Mäusen und anderen Säugetieren. Die Maus ist trotz der Kleinheit der Blase wegen der Grösse der Zellen ein sehr geeignetes Objekt. Um gute Präparate zu gewinnen, verfuhr der Verf. folgendermassen: Einer chloroformierten Maus wurde die Bauchhöhle geöffnet, die Blase herausgeschnitten, der Länge nach geöffnet und mit Nadeln auf einer Korkplatte befestigt, so dass die Schleimhaut nach oben gekehrt war. Dann wurde ein gut gereinigtes Deckgläschen auf die ausgebreitete Oberfläche der Blasenschleimhaut angedrückt. Die obere Schicht der Epithelzellen klebte dann sofort an dem Deckglas fest. Das Deckgläschen wurde dann in eine Fixierungsflüssigkeit hineingeworfen, (nicht zu verabsäumen ist die Befestigung an ein Korkstückchen, damit das Deckglas nicht zu Boden sinkt). Derartige Präparate können mit gewöhnlichen Schnittpräparaten gar nicht konkurrieren. Zum Färben der fixierten Zellschicht wurde grösstenteils das Hämatoxylin Heidenhain, Safranin und Lichtgrün, oder Pikrinsäure, Toluidinblau mit Erythrorin benutzt.

An solchen Präparaten findet man grosse Mengen fixierter Zellen in verschiedenen Stadien der Teilung. In den ruhenden Zellen (d. h. in denjenigen Zellen, in denen das Teilungsgeschäft ruht), einerlei, ob in ein- oder mehrkernigen Zellen, haben die Kerne eine runde oder fast runde Gestalt, das Kernkörperchen liegt in der Mitte des Kernes und ist von einem hellen Saum umgeben. Mit dem Wachstum der Zelle wächst der Kern allmählich in die Länge und nimmt eine ovale oder eiförmige Gestalt an — gleichzeitig wird das Kernkörperchen in derselben Richtung auch länger. Während nun der Kern sich verlängert, schnürt sich das Kernkörperchen ein und nimmt eine Biskuitform an. Dann zerfällt das Kernkörperchen in zwei Hälften, welche später eine

runde Form annehmen. Der helle Saum, der das Kernkörperchen umgiebt, verlängert sich gleichzeitig mit dem Kernkörperchen; während das Kernkörperchen sich abschnürt, so schnürt sich der helle Hof nicht ab, sondern erst später, nachdem die Teilung des Kernkörperchens beendet ist, nachdem zwei Kernkörperchen gebildet sind, so beginnt auch der helle Hof sich abzuschnüren und teilt sich auch in zwei Teile. — Nachdem sich zwei Kernkörperchen gebildet haben, so entfernen sie sich voneinander, bis sie allendlich in den Focus des elliptisch gefornten Kerns gelangt sind. Verbindungsfäden zwischen den sich trennenden Kernkörperchen sind nicht zu sehen. — Bisweilen beginnt gleichzeitig mit der Teilung des Kernkörperchens auch die Teilung des Kerns, aber gewöhnlich beginnt die Teilung des Kerns erst dann, wenn das Kernkörperchen sich vollständig geteilt hat. Die Kernteilung beginnt mit dem Auftreten einer kleinen Furche in der Mitte, senkrecht zur Längsachse des verlängerten Kerns. Die Furche wird tiefer, der Kern wird biskuitförmig, bis die Trennung in zwei Kerne erfolgt ist. Die beiden Tochterkerne liegen einander eng an und haben schliesslich eine kugelige Gestalt. Dort, wo die beiden Tochterkerne einander berühren, erscheint eine gewisse Zähnelung, die bisher noch nicht beobachtet worden ist. Der Kern reisst dann auseinander, und dazwischen erscheint eine körnige Masse, die schliesslich in Form eines feinen Stranges die beiden Tochterkerne verbindet. Diese Zwischenkernsubstanz wird vom Verfasser für eine besondere gehalten, die dicht mit der Kernsubstanz in Verbindung steht; diese Zwischensubstanz verschwindet aber bald. — Eine Teilung der Zellen selbst wurde niemals beobachtet; dagegen konnte man sogar Zellen mit 18 Kernen sehen.

Wie verhält sich das Chromatin während der Teilung? Wenn man das Präparat nach Lenhossék fixiert und danach mit Safranin und Heidenhains Hämatoxylin färbt, so sieht man sowohl an ruhenden wie an sich teilenden Zellen das Chromatin sehr deutlich. Das Kerngerüst der ruhenden Zellen besteht aus einem dichten Liniennetz mit breiten Maschen, in denen das Chromatin in ziemlich gleichmässig grossen Körnchen eingelagert ist. An einzelnen Stellen, insbesondere an den Kreuzungsstellen des Fadennetzes, sind Verdichtungen bemerkbar, die sich besonders stark färben. In der nächsten Umgebung des Kernkörperchens haben die Fasern des Chromatins eine radiale Stellung, sie bilden gleichsam Strahlen, welche jenen hellen, oben erwähnten Hof durchziehen. — Sobald das Kernkörperchen sich geteilt hat und die Tochterkernkörperchen auseinander reissen, so tritt im Kerngerüst eine auffallende Veränderung ein: das Netz ist fast nicht mehr erkennbar;

die ganze Kernmasse besteht aus den verschieden grossen Chromatinkörnchen — eine Regelmässigkeit in der Anordnung ist nicht erkennbar.

In dem Stadium, in welchem die Abschnürung des Kerns eintritt, nimmt auch das Chromatin die Form eines regelmässigen Netzwerks an — sobald die Abschnürung des Kerns beendet ist, hat das Kerngerüst fast dasselbe Aussehen wie in der ruhenden Zelle. Was der Wechsel der Struktur des Kerns für eine Bedeutung hat, ist nicht zu ermitteln. —

Ganz besonders hebt der Verfasser folgende Thatsachen hervor:

In einzelnen besonders grossen Kernen sah er bei sehr starker Vergrösserung ein eigentümliches System von Kanälen, helle Streifen mit dunklen Konturen. Dies Kanalsystem ist bald einfacher, bald komplizierter, bald besteht es aus vielen miteinander anastomosierenden Röhrchen, die sich vielfach kreuzen, gelegentlich sind nur wenige, ein oder zwei Kanälchen sichtbar. Die Lichtungen der Kanälchen sind in verschiedenen Zellen verschieden gross, aber in einer und derselben Zelle gleich gross. Man beobachtete diese Kanälchen am häufigsten an Präparaten, die nach der Methode Lenhosséks oder mit heissem Sublimat fixiert und mit Heidenhains Hämatoxylin gefärbt worden sind. Das beschriebene Kanalsystem erinnert an die Kanälchen, die Carnoy im Epithel der Geschlechtsorgane einiger Wirbellosen, Bardeleben in den Sertolischen Zellen des Hodens und Holmgreen in den Nervenzellen gesehen hat. —

59. Nedelski (Nr. 59) hat sich mit der Untersuchung der amitotischen Zellentheilung in pathologischen Neubildungen beschäftigt; er hat zum Teil in Marburg bei Marchand, zum Teil in Kiew gearbeitet. Er giebt zuerst eine Übersicht über die verschiedenen von ihm untersuchten Geschwülste, im ganzen 183, dann eine Schilderung der angewandten Fixierungs- und Färbemittel. Er giebt den Vorzug der Färbung mittelst Flemmingscher Flüssigkeit Nr. 2 und der Färbung mittelst Safranin und Pikrinsäure. Dann giebt er an der Hand der einschlägigen Litteratur eine Übersicht in betreff der amitotischen Zellenteilung.

Es giebt 2 Arten von Zellteilung. Die erste Art der Zellteilung ist charakterisiert durch Veränderung des Zellkerns, besonders des Chromatins des Zellkerns. Der Zellkern resp. das Chromatin zerfällt in 2 gleiche oder ungleiche Teile; das Protoplasma teilt sich auch oder es teilt sich nicht, — dann entstehen vielkernige Zellen; das ist der seit Flemming als Mitose bezeichnete Vorgang. Andere Namen sind:

Division (van Beneden), indirekte Teilung (Flemming), Karyokinese (Schleicher), Kinesis (Carnoy), Kernsegmentierung (O. Hertwig), Cytodiärese (französische Autoren), indirekte Segmentierung (Arnold).

Bei der zweiten Art zerfällt der Kern in 2 gleiche oder ungleiche Teile ohne vorhergehende Metamorphose des Chromatins des Kerns. Die zweite Art ist die Amitose nach Flemming. Einfache Teilung (Eberth), Fragmentation (van Beneden), Division acinetique (französ. Autoren), direkte Teilung, Holoschisis (Flemming), Kernzerschnürung (Hertwig), Stenose (Carnoy), akinetische Teilung, direkte Segmentierung, direkte oder indirekte Fragmentierung (Arnold).

Aus der grossen Anzahl von Meinungen, die von Seiten verschiedener Autoren in betreff der amitotischen Zellteilung geäussert sind, zieht der Verfasser folgende Schlüsse:

1. Alle Autoren (ausgenommen Pfitzner, Aoyama und Kusteiner), die sich mit der Untersuchung pathologischer Prozesse in pathologischen Neubildungen befasst haben, fanden darin eine amitotische Teilung.

2. Die Mehrzahl der Autoren redet nicht vom Schicksal des Kernkörperchens: sie meinen, dass die Teilung mit dem Kern begiune; nur einzelne Autoren (Trambusti, Pianese, Hanseemann) sehen den ersten Anlass zur Teilung in dem Kernkörperchen.

3. Auf die Teilung des Protoplasma weisen nur wenige Autoren hin (Arnold, Stroebe, Frohmann, Werner, Müller).

4. Andere Autoren (Flemming, Askanasy, Siegesbeck van Heukelom, Krompecher, Pianese, Unna, Galeotti, Trambusti) halten die amitotische Teilung für einen regressiven Prozess, viele andere (Arnold, Müller, Frohmann, Overlach, Werner, Stroebe) für einen progressiven Prozess, wieder andere Autoren (Klebs, Cornil) sprechen sich nicht bestimmt aus.

Der Autor beschreibt dann seine eigenen an verschiedenen pathologischen Neubildungen gemachten Beobachtungen sehr genau und ausführlich und stellt zuletzt folgende Schlussätze auf:

1. Eine amitotische Zellteilung kommt unzweifelhaft vor in den Zellen pathologischer Neubildungen und in den Zellen pathologischer Prozesse.

2. Die Teilung beginnt mit Vergrösserung des Kerns oder der Kerne; in den Zellen der Geschwülste von bindegewebigem Typus ist

diese Vergrößerung weit schwächer ausgedrückt, als in den Zellen des epithelialen Typus.

3. Bei der Teilung findet entweder ein Auseinanderziehen oder ein Abschnüren oder auch beides gleichzeitig statt.

4. Eine Teilung des Protoplasmas findet sich häufiger als man gemeint hat. Die Teilung der Riesenzellen geht auf dieselbe Weise vor sich, wie die der gewöhnlichen Zellen.

5. Die amitotische Zellteilung ist für einen Prozess zu halten, der in gleicher Weise, wie die mitotische Teilung, sich bei der Regeneration der Gewebe bethätigt.

Der Abhandlung sind 2 Tafeln sehr sauber ausgeführter Abbildungen beigegeben.

60. Schimkewitsch (Nr. 60) berichtet über seine Beobachtungen direkter Zellteilung: Der Verfasser bemerkte bei Gelegenheit der Beobachtung an Loligo-Eiern, dass einige Zellen des Embryo, die unter normalen Bedingungen sich karyokinetisch vermehren, unter künstlichen Bedingungen sich auf direktem Wege teilen. Es bieten die Kerne der Mesoderm- wie der Ektodermzellen in der Keimscheibe, bei Entwicklung in Meerwasser unter Zusatz von Koffein, Bromsäure-Natrium, Manganum sulfuricum folgende Veränderungen dar: bisweilen bildet das Chromatin des Kerns eine oder zwei unregelmässige Anhäufungen, welche sich bei der Zellteilung teilen und keineswegs nicht immer gleichmässig nach dem Mass der Tochterzellen; bisweilen teilt sich der Kern in zwei gleiche oder ungleiche Teile; er bewahrt seine netzförmige (wabenförmige) Struktur, d. h. es wird eine typische direkte Teilung und Knospenbildung eingeleitet.

Die Ernährung der Keimscheibe geht bei Loligo unter abnormen Bedingungen in erhöhtem Masse vor sich — es findet eine sehr energische Aufnahme von Merocyten in den Dotter statt.

Bei Einspritzung von Zuckerlösung in das Eiweiss (Hühner-Embryonen) schwellen die Blutzellen beträchtlich an, sodass das Chromatinnetz in mehrere Stücke zerreißt — unter dem Einfluss von Chlornatrium verwandeln sich die karyokinetischen Figuren der Zellen des Ektoderm ganz eigentümlich, und im Innern der achromatischen Spindel häuft sich Flüssigkeit an; die Fibrillen werden ausserordentlich fein, fast unsichtbar. Dem Verfasser erscheint es sehr wahrscheinlich, dass eine Zelle, die unter ungünstige Verhältnisse kommt, ehe sie degeneriert, einen erhöhten Stoffwechsel erkennen lässt, als dessen Ergebnis die direkte Teilung auftritt. Das tritt auch ein in Fällen einer beschleunigten

nigten Zellenvermehrung. Von diesem Standpunkt aus ist es verständlich, dass eine direkte Teilung in vielen solchen Fällen vorkommt, die auf den ersten Blick einander widersprechen: verstärkte Ernährung, Regeneration, Anfang der Degeneration, infolge von Abkühlung und Einfluss verschiedener Lösungen.

61. C. St. Hilaire untersuchte den Vorgang der Phagocytose (Nr. 61) bei gleichzeitiger Anwendung der Färbemittel. Die Bestandteile des Protoplasmas der Phagocyten sind: 1. stark lichtbrechende Körnchen; 2. Körnchen, die intravital gefärbt sein können (blau); 3. mit Flüssigkeit gefüllte Bläschen; 4. schaumiges Grund-Protoplasma. Die Phagocyten können die roten Blutkörperchen in grossen Mengen in sich aufnehmen; doch scheinen die Blutkörperchen nicht in Vakuolen eingeschlossen zu sein. Die (blauen) Körnchen des Protoplasma kleben sich an die Blutkörperchen fest und verschmelzen mit ihnen. Von diesem Augenblick ab kann man beobachten, dass die Körperchen in einer Vakuole liegen, die mit einer gefärbten Flüssigkeit gefärbt ist. — Eine wirkliche Verdauung, d. h. eine Auflösung der aufgenommenen Nahrung, findet nur dann statt, wenn die Vakuole eine gewisse Grösse erreicht hat. Ist das Maximum der Grösse erreicht, so nimmt die Vakuole wieder ab, sodass nach kurzer Zeit nur blaugefärbte Klümpchen und glänzende Körnchen darin zu sehen sind. Im Protoplasma aber erscheinen ungefärbte Bläschen und lichtbrechende Körnchen in grösserer Anzahl als gewöhnlich.

VII. Embryologie. Missbildungen.

64. K. M. Derjugin (St. Petersburg) untersuchte (Nr. 64) die ersten Entwicklungsstadien des Eies von *Perca fluviatilis*. Die ersten Stadien der normalen Furchung erinnern an die gleichen Stadien des *Belona*-Eies, wie sie von Kopsch kürzlich beschrieben sind. Hier wie dort bilden sich vier centrale Blastomeren und 12 Randsegmente im 16zelligen Stadium; hier wie dort sehen wir das periphere wie das centrale Protoplasma des künftigen Parablastes in gleicher Weise entstehen. Das centrale Protoplasma erscheint als Produkt der unvollständigen Teilung der Keimscheibe: die erste Furche erreicht den Dotter nicht, es bleibt somit im Centrum unter den vier centralen Blastomeren eine dünne protoplasmatische Schicht, welche die Randsegmente unter einander verbindet. Hierauf bilden sich die centralen Blastomeren wie die Randsegmente auf mitotischem Wege. Nach 5 Stunden (20 Stunden

nach der Befruchtung) nehmen die oberen Blastomeren den Charakter von Deckschichten an. Erst in dem darauffolgenden Stadium (26 Stunden) kann man den Beginn der Bildung des definitiven Parablasten feststellen. Die Bildung geht noch in etwas anderer Weise vor sich als bei der Belona. Auch im nächsten Stadium (37 Stunden nach der Befruchtung) ist das Parablast weiter entwickelt; die Teilung der Zellen der Keimscheibe, die bisher mitotisch erfolgte, geht jetzt auf amitotische Weise vor sich; diese Weise ist jetzt die normale.

Die Wucherung der in Teilung begriffenen Zellen der Keimscheibe geht sehr langsam vor sich, und die Keimscheibe wächst in die Höhe (Dicke?), sie hat das Aussehen einer Morula. Weiter geht das Anwachsen energisch vor sich, und 52 Stunden nach der Befruchtung bildet die Keimscheibe fast die Hälfte des Dotters. Infolgedessen nimmt die Zahl der vertikalen Zellschichten der Keimscheibe und damit die Höhe (Dicke?) der Scheibe ab. — Hieraus geht hervor, dass der Parablast (bei Perca) sowohl im Centrum, wie in der Peripherie der Keimscheibe entsteht, also anders, als bei den bisher untersuchten Acanthopteren, bei denen es nur peripher entsteht.

Die Entwicklung der Eier in 1% Lösung von Traubenzucker geht sehr unregelmässig vor sich. Die Blastomeren sind nicht selten kolbenförmig; die Furchen dringen nicht bis zum Dotter vor, der Parablast wird ganz besonders gross; in ihm findet man bereits eine sehr grosse Anzahl von Astrosphären — schliesslich entstehen Missbildungen.

Die Entwicklung der Eier in salziger Lösung ($\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ % Kochsalz in Wasser) geht auch unregelmässig vor sich. Die Furchung beschränkt sich nur auf einen, selten zwei Bezirke der Keimscheibe, während die Hauptmasse sich in den Parablast umwandelt. Bei stärkerer Lösung (z. B. $\frac{1}{2}$ %) hört die Entwicklung bald auf.

65. K. Derjugin-St. Petersburg (Nr. 65) berichtet über einige Entwicklungs-Stadien von *Lophius piscatorius*. Das Material dazu erhielt er durch Dr. Sobotta, der dasselbe in Neapel gesammelt hatte. Die Untersuchungen wurden zuerst in Würzburg unter Leitung von Stöhr begonnen und in St. Petersburg unter Leitung von Schimkewitsch abgeschlossen.

Der Forscher lenkte seine Aufmerksamkeit vor allem auf die erste Entwicklung des Gefäss- und des Exkretions-Systems.

Als gemeinsame Anlage für die Aorta und die Venae cardinales dienen die Sklerotome (cf. Fig. 1 und 2 im Text). Die Sklerotome stossen mit ihren medialen Bezirken unter der Aorta zusammen und

bilden die Wandungen der Aorta (Fig. 4, Abbild. im Text Fig. 2). Das Lumen der Aorta ist nur im hinteren Abschnitt der Anlage deutlich; die Aorta hat nur einen kurzen Verlauf (Fig. 1). Die Bildung der Aorta schreitet nach vorn und nach hinten vor. Im zweiten Stadium beginnen zu beiden Seiten der Aorta die Venae cardinales in Gestalt zweier Röhren, deren Wandungen durch die Elemente derselben Sklerotome gebildet werden, sich anzulegen.

Gleichzeitig beginnen sich die Karotiden anzulegen, unabhängig von der Aorta auf Kosten des Mesenchyms in der Kopfregion. Später verbinden sie sich mit der Aorta (Fig. 7 und 8). In der Schwanzregion des Embryo verbindet sich der unpaare Stamm der Vena cardinalis mit der Aorta (Fig. 8).

Im fünften Stadium tritt eine Vena subintestinalis auf; ausserdem treten parallel den Karotiden jetzt Venae jugulares auf, sie bilden grosse venöse Sinus.

Blutzellen treten erst sehr spät auf (sechstes Stadium); ihre Zahl ist sehr gering, so dass selbst im letzten Stadium die Gefässe noch als vollständig leere Röhren erscheinen.

Aus der Übersicht der Litteratur zieht der Verf. den Schluss, dass seine Untersuchungen weder mit den Ergebnissen von Swaen und Brachet, noch mit denen von Felix übereinstimmen.

Das Herz des Lophius bildet sich in folgender Weise: Das Pericardium und Myocardium entstehen aus dem Epithel des entsprechenden Cölombezirks, das von beiden Seiten in der Mitte zusammenstösst; dazwischen wachsen die mesodermalen Zellen hinein und bilden das Endocardium: die Anlage des Endocardium entspricht ihrer Lage nach den Sklerotomen, aus welchen weiter hinten die Aorta entsteht. Es entwickelt sich demnach das Herz und die Aorta in gleicher Weise. — Die Anlagen des Pericardium und Myocardium sind demnach paarig, die Anlagen des Endocardium unpaarig. Das Herz der Knochenfische stellt in seiner Entwicklung eine Zwischenform dar zwischen denjenigen Tieren, bei denen das Herz sich paarig, und denen, bei welchen es sich unpaarig entwickelt.

Bemerkenswert ist, dass die Blutgefässe bei Lophius erst sehr spät auftreten; zu einer Zeit, wo der Darm sich längst geschlossen hat, beginnt erst die Anlage der Aorta, während die Anlagen der Venae cardinales noch gar nicht zu sehen sind.

Sind die Lumina der Blutgefässe der Knochenfische als Teile der primären oder der sekundären Leibeshöhle anzusehen? Ziegler hält die Blutgefässe für Teile der primären, Felix für Teile der sekun-

dären Leibeshöhle (des Cöloms). Der Verf. neigt der Ansicht Ziegler's zu; er meint überdies, dass die Blutgefässe bei *Lophius* an Ort und Stelle sich bilden und nicht von aussen in das Innere des Keims hineinwachsen, wie es die Parablast-Theorie erfordert.

Der Darmkanal entwickelt sich bei *Lophius* sehr früh, — die Analöffnung entsteht früher als die Mundöffnung; der Schlundraum wird sehr bald enorm gross. Das Kupffersche Bläschen (Fig. 6) ist gut ausgeprägt und besitzt unten eine epitheliale Auskleidung. Der Autor hält das Kupffersche Bläschen für ein Homologon der Endblase des postanaln Darmabschnitts der Selachier. — Felix hat bei der Forelle beschrieben, dass der Euddarm sich in einen dorsalen und einen ventralen Zweig teilt, — der dorsale Zweig bricht durch und bildet den After — der ventrale Zweig ist das Kupffersche Bläschen.

Entwicklung des Exkretions-Systems. Im jüngsten vom Autor beobachteten Stadium erscheint im kranialen Gebiet der Seitenplatten, — der mediale Teil des somatischen Blattes, die sog. Mittelplatte, verdickt; auch der mediale Teil des Eingeweideblatts ist stark verdickt. Dies verdickte Gebiet der Seitenplatten (Fig. 4 im Text) ist die erste Anlage der Urnieren (Pronephros). An diesem ersten Stadium ist erkennbar, dass der verdickte mediale Teil des somatischen Blattes einen Vorsprung in Form einer nach oben gerichteten Falte bildet. Kaudalwärts wird die Falte enger, schnürt sich ab und bildet somit den Urnierengang oder den Wolf'schen Gang. Die Wände des Ganges liegen zunächst dicht aneinander, hinten werden beide Gänge blind. Die Wolf'schen Gänge werden hiernach ausschliesslich aus dem somatischen Blatt der Seitenplatten gebildet, ihre Höhlung repräsentiert einen Abschnitt der allgemeinen Höhle der Seitenplatten, des sog. Cöloms. — Bei der Weiterentwicklung beginnt der vorderste Abschnitt der betreffenden Falte (Wolf'sche Gänge) nach oben und seitlich zu wuchern. Die Höhlung wird länger, sie erscheint als ein querverlaufender Kanal — die Anlage des segmentalen pronephridialen Kanälchen (cf. Fig. 6 und 7 im Text). Gleichzeitig schnürt sich die verdickte Mittelplatte mit dem entsprechenden Bezirk der Cölomhöhle von der Seitenplatte ab — sie wird zur Anlage der späteren Vornierenkammer. Der Bezirk trennt sich vollständig von der Cölomhöhle ab — dadurch wird das Exkretionsystem selbständig. Der gleichzeitig an der medialen Wand der Kammer sich bildende Gefässknäuel (Glomus) stülpt die mediale Wand ein und beendet dadurch die endgültige Bildung der Kammer. — (Im Text sind pag. 24 einige schematische Figuren gezeichnet, durch welche die oben gegebene Schilderung sehr gut illustriert wird; es ist nur zu bemerken, dass der Verf.

in dieser Beschreibung stets den Ausdruck *median* braucht, es müsste durchaus heissen *medial*.)

Charakteristisch ist, dass unmittelbar nach Bildung des pronephridialen Exkretions-Systems, d. h. nach Abschnürung desselben von den Seitenplatten die letzteren zusammenfallen, sich dicht aneinander lagern, sodass die Cölomhöhle fast vollständig verschwindet. — Der beschriebene Typus der Entwicklung entspricht am ehesten den Beobachtungen von Swaen und Brachet. —

Die Wolfschen Gänge endigen zuerst hinten blind; sie liegen ziemlich weit ab vom hinteren Ende des Darmes; später wachsen sie an den hinteren Darmabschnitt heran und verbinden sich miteinander zu einem engen, in dorsoventraler Richtung komprimierten Hohlraum — die Anlage der Harnblase. Bald nimmt die Harnblase grössere Dimensionen an, sie vergrössert sich in longitudinaler wie transversaler Richtung, ihr hinteres Ende nähert sich der Analregion des Darmes, legt sich an den Darm und mündet schliesslich von der Dorsalfläche her, etwas vor dem Anus in den Darm ein (Textfig. 8). — Schliesslich zieht die Harnblase sich in die Länge aus, sie ist zu einem langen unpaaren engen Sack geworden, in dessen Kopfabschnitt die beiden Wolfschen Gänge einmünden (Fig. 17). Der hintere Abschnitt des Darmes stellt demnach eine typische Kloake dar. Wahrscheinlich wird dieser Abschnitt später durch eine hintere (dorsale) Falte in die eigentliche Analöffnung und in das *Orificium externum urethrae* geteilt. —

Die Beobachtungen des Autors stimmen danach völlig mit denjenigen von Felix an Salamander-Embryonen überein.

Das Nervensystem. Das Mittelhirn erscheint ausserordentlich gross, langgestreckt; *Fossa rhomboidalis* offen gross (Fig. 7), der Nervus vagus geht unten, d. h. an der Ventralseite ab (Fig. 19), das Ganglion nervi vagi entwickelt sich auf Kosten der hinter der Kiemenspalte liegenden, mehr ektodermalen Branchial-Masse; es ist stark nach hinten verlängert, sehr gross. Es erstreckt sich vom Gehörbläschen bis zum ersten Ursegment, und ist etwas nach oben und lateral umgebogen. (Textfig. 3, Fig. 9 und 11). Späterhin vereinigt es sich durch mächtige Bündel von Nervenfasern mit der Faserschicht der *Medulla oblongata* (Fig. 19). Die Ganglien sind ausgezeichnet durch grosse und runde Kerne. (Fig. 10 und 12.)

Der Abhandlung ist eine sehr gut ausgeführte Tafel mit 19 Abbildungen beigegeben; ausserdem sind im Text eine Anzahl vortrefflicher schematischer Figuren enthalten. —

66. N. K. Kolzow-Moskau (Nr. 66) liefert eine sehr ausführliche, umfangreiche Abhandlung von 400 Seiten über die Entwicklung des Kopfes des *Petromyzon Planeri*. Die der Arbeit zu Grunde liegenden Untersuchungen wurden 1898 in Neapel begonnen, in Raskow, Villafranca und München fortgesetzt und in Moskau beendet.

Ein Auszug aus einem so umfangreichen Buch würde immerhin noch einen sehr beträchtlichen Umfang haben. Wir müssen uns hier aber beschränken. Der erste Teil (pag. 2—62) behandelt die Geschichte der Frage nach der Metamerie des Wirbeltierkopfes. Der zweite Teil (pag. 63—364) behandelt die Bildungsgeschichte des *Petromyzon*kopfes. Es werden hier beschrieben: 1. die Entwicklung der Kopfsomiten (Anlage des Mesoderms, Segmentation des Mesoderms, die Entwicklung des sechsten und der folgenden Somiten, die Entwicklung der einzelnen Somiten, 2. die Entwicklung des Kiemen-Apparates (die Entwicklung der Visceralspalten und Visceralbogen bei *Ammocoetes* — Vergleich der Neunaugen mit den Selachiern; des *Amphioxus* mit den Myxinoiden, 3. die Entwicklung der peripheren Nerven und Ganglien (pag. 161—355), die dorsalen Nerven und Ganglien: die Nn. vor dem Trigeminus, die Trigeminus-Gruppe, der Acustico-facialis, die postaurikularen Nerven, die ventralen Nerven: Oculomotorius, Trochlearis, Abducens und die Nerven der postaurikularen Myotome, 4. die Entwicklung des Hirns und der Encephalomeren (das vordere Ende der Medullar-Achse und die Segmentation der Medulla). Der dritte Teil (pag. 370—380) giebt eine Zusammenfassung der Resultate. Am Schluss steht das Litteraturverzeichnis und die Erklärungen der Abbildungen.

Ich begnüge mich damit, den dritten Teil der Abhandlung, der die Schlussbetrachtungen und eine zusammenfassende Darstellung der Ergebnisse enthält, hier wiederzugeben.

Der Verfasser hat in den beiden ersten Teilen seiner Arbeit die Entwicklung der verschiedenen Segmental-Organen am Kopf des *Petromyzon* beschrieben. Er ist zu dem Ergebnis gekommen: alle die Organsysteme der Somiten, die Visceralspalten, die peripherischen Nerven und die Neuromeren des Medullarrohrs sind gleichmässig, sind segmentiert, sowohl im Gebiet des Rumpfes, wie im Gebiet des Kopfes. (Man vergleiche die beigelegte Tabelle.)

Ferner hat der Verfasser festgestellt, dass bei *Petromyzon* die Grenze, wo der Kopf endigt und der Rumpf beginnt, nicht genau bestimmt werden kann, so dass man die Zahl der Segmente, aus denen der Kopf gebildet wird, auch nicht genau bestimmen kann. Um zu erklären, wie allmählich sich der Kopf vom Rumpf differenziert, so seien hier die drei

Metamerie des Kopfes von Petromyzon.

Somite	Myotom	Visceral-Bogen	Visceral-Spalten	Dorsale Nerven und Ganglien	Epibranchiale Ganglien	Ventral-Nerven	Neuromeren
?	?	?	?	?	?	?	?
1	Mm. recti ant. et sup., M. obl. ant.	—	—	Trigemini I	—	Oculomotorius	Encephalomere I
2	M. obl. post. (sup.)	mandibul.	hyomandibul.	" II	—	Trochlearis	" II
3	M. rectus post. (ext.) M. rect. sup. (?)	sublingual.	I Kiemen-Sp.	Acustico-facialis	Ep. I	Abducens	" III
4	1 postauricul.	1 Kiemen-B.	2 "	Glossophar.	Ep. II	—	—
5	2 "	2 "	3 "	Vagus	Ep. III	—	VI
6	3 "	3 "	4 "	Spinal. I (Vag. Anhang)	Ep. IV	Spin. ventr. I	" V
7	4 "	4 "	5 "	Spinaln. II	Ep. V	" II	" II
8	5 "	5 "	6 "	" III	Ep. VI	" III	" III
9	6 "	6 "	7 "	" IV	Ep. VII	" IV	" IV
10	7 "	—	—	" V	Ep. VIII	" V	" IV
11	8 "	—	—		—	" VI	" V

R. lateralis N. vagi

R. epibranchialis N. vagi

miteinander verglichenen Tierformen noch einmal übersichtlich zusammengestellt.

Beim *Amphioxus* ist der ganze Körper gleichmässig segmentiert. Abgesehen von den Formveränderungen der ersten Somiten, die sich in Form der sog. Kopfhöhle anlegen, tritt der eigenartige Charakter des vorderen Körperteils nur im Kiemenapparat entgegen. In der Beschreibung ist auseinander gesetzt, warum die Zahl der primären Visceralspalten des *Amphioxus* etwa 13 beträgt. Wenn man bei *Amphioxus* von einem Kopf als einem veränderten vorderen Körperteil reden will, so muss man als hintere Grenze die Grenze des primären Kiemenapparats annehmen. In diesem Falle kommen auf den Kopf ungefähr 14 Segmente. Die Spalte zwischen den beiden ersten Somiten ist bereits bei den Vorfahren des *Amphioxus* verschwunden. Bei den gemeinsamen Vorfahren der *Petromyzonten* und der *Cranioten* sind einige hintere Visceralspalten verschwunden, und es sind nur etwa 8 deutlich erkennbar geblieben. Folglich, wenn bei *Petromyzon* der ganze Visceral-Apparat zum Kopf zu rechnen ist, so muss man zum Kopfabschnitt 9 Segmente zählen. — Das zehnte Myotom des *Petromyzon* unterscheidet sich vom vorhergehenden dadurch, dass es, wie das elfte Myotom, einen ventralen Abschnitt besitzt, der an der Ausbildung der hypobranchialen Muskeln sich beteiligt. — Im vorderen Körperabschnitt des *Petromyzon* macht sich noch eine andere Eigentümlichkeit bemerkbar, die dem *Amphioxus* fehlt. Bei *Petromyzon* ist das Gehirn zu einem Mittelpunkt eigentümlich veränderter Gehirn-Nerven und bestimmter Zweige desselben geworden, die früher zu den sogenannten Rumpfnerven gehörten. Es ist richtig, dass man am eigentlichen Medullar-Rohr eine bestimmte Grenze zwischen dem Kopfmark (Gehirn) und Rückenmark nicht feststellen kann. Wenn in der beigegebenen Tafel nur die Encephalomeren angegeben sind, so darf man nicht vergessen, dass das erste Myolomer, wie früher beschrieben ist, ganz genau dem fünften Encephalomer gleicht. Viel schärfer ist der Unterschied zwischen den dorsalen Nerven, die mit dem Kopfmark verbunden sind, d. h. zwischen den Hirnnerven und den Rückenmarksnerven. Die dorsalen Gehirnnerven und ihre Ganglien sind besonders stark entwickelt; bei der Entwicklung setzen sie sich aus drei Teilen zusammen: einem medialen Abschnitt und zwei Plakoden, einer lateralen und einer epibranchialen. Aber das Kopfmark (Gehirn) des *Petromyzons* erscheint auch als Zusammenfluss für viele Rumpfabschnitte. Diese Centralisation giebt sich auch dadurch zu erkennen, dass die lateralen und epibranchialen Plakoden der Rückenmarks-Ganglien, — statt sich mit dem entsprechenden medialen Abschnitt der Rücken-

marks-Ganglien zu vereinigen — durch Vermittelung von Längs-Kommisuren in Verbindung treten und die hinteren Schädelnerven und das komplizierte System zweier Äste des Vagus bilden (R. lateralis vagi und R. branchio-intestinalis s. epibranchialis vagi.) Der auf diese Weise entstandene N. vagus bildet die charakteristische Grenze zwischen dem Kopf- und Rumpfteil. Allein diese Grenze fällt nicht zusammen mit der hinteren Grenze des Kiemen-Apparats, insofern als vor der Wurzel des Vagus im ganzen 5 — wenn man den Vagus-Anhang hinzurechnet, — 6 Somiten liegen. Bei Petromyzon kann auch noch auf eine dritte Eigentümlichkeit des vorderen Kopftendes aufmerksam gemacht werden. Bei Amphioxus ist nur der erste Somit (die Kopfhöhle) verändert. Bei Petromyzon aber sind die vorderen präaurikularen Myotome verändert, indem sie sich der Bewegung des Augapfels angepasst haben. Die folgenden (2—3) postaurikularen Myotome beginnen auch sich zu verändern, ihre inneren Abschnitte werden reduziert, und die ihnen entsprechenden ventralen Nerven verschwinden. —

Schliesslich als viertes Kennzeichen der Grenze des Kopfteils bei Petromyzon kann das Skelet dienen. Wie bekannt, liegt bei Petromyzon der vordere knorpelige Bogen des Wirbels hinter dem zweiten, während des ganzen Lebens sich erhaltenden Nerven (A. Fürbringer), welcher, wie es scheint, dem achten Somiten entspricht. Wenn man demnach das Skelet berücksichtigt, so entfallen auf den Kopfteil 8 Segmente.

Die vier verschiedenen Kennzeichen zur Bestimmung der Grenze zwischen Kopf und Rumpf bei Petromyzon führen zu ganz verschiedenen Ergebnissen, nämlich:

1. Kiemen-Apparat	9 Segmente,
2. Kopfmark und Nerven	5—6 „
3. Somiten	3 „
4. Skelet	8 „

Hieraus darf man schliessen, dass die Grenze des Kopfes bei Petromyzon sich noch nicht gefestigt hat, obgleich der vordere Rumpfabschnitt durch eine Reihe von Eigentümlichkeiten sich auszeichnet.

Wenden wir uns von den Neunaugen zum Hai, der einen deutlich abgegrenzten knorpeligen Schädel hat, so erkennen wir, dass vor diesem unzweifelhaften Kriterium der Abgrenzung des Kopfes alle übrigen in den Hintergrund treten. Nach Brauss fallen auf das Schädelgebiet bei Spinax und wohl auch bei anderen Haien 11 Kopfsegmente. Dies ist eine ganz neue Zahl, welche bei dem Petromyzon sich nicht feststellen liess. Übrigens sind für Spinax die übrigen Kennzeichen zur Bestimmung der Kopfgränze ganz ungeeignet; sie geben kein überein-

stimmendes Resultat. Der vorderste Somit, der ein wirkliches Myotom bildet, ist der sechste (siebente); die erste bleibende ventrale Wurzel ist der zehnte Somit. An Visceralsäcken sind im ganzen nur 6 noch vorhanden. —

Doch ganz abgesehen davon, in wie weit die Zahl 11 bei Spinax als begründet gilt, wir können gegenwärtig als bewiesen erachten, dass bei verschiedenen Wirbeltieren, die einen deutlichen differenzierten Schädel haben, die hintere Grenze doch unbeständig ist. Wenn wir auch der Uneinigkeit unter den einzelnen Anatomen und Embryologen in betreff der hinteren Schädelgrenze bei verschiedenen Haien keine Rechnung tragen — bei den Holocephalen und Rochen ist die Angelegenheit zweifellos: hier ist eine grosse Anzahl von Somiten im Kopftheil vorhanden. Solche Schwankungen scheinen auch im Schädel der höheren Wirbeltiere vorzukommen.

Die Schlussbemerkungen des Verf. (pag. 374—379) lauten:

1. Bei der Entwicklung von Petromyzom werden zwei Typen der Anlage des Mesoderms beobachtet. Im vorderen Abschnitt des Kopfes differenziert sich das Mesoderm in Form von mehr oder weniger deutlichen Falten des seitlichen Abschnittes des Daches des Urdarms, wobei das Lumen der Falten mit dem Lumen des Urdarms in Verbindung tritt. Im hinteren Abschnitt des Kopfes differenzieren sich die seitlichen Abschnitte der Rückenplatten, die zuerst ohne scharfe Grenze dem ventralen Entoderm anliegen, später sowohl am ventralen Entoderm, als auch an der Chorda in Form von festen Zellenmassen, während im Centrum eine Höhlung, die sich mit der Höhlung im Darm verbinden könnte, nicht beobachtet wird. Allein der Unterschied zwischen diesen beiden Typen ist kein tiefgehender; in dem dazwischen liegenden Gebiet des Kopfes gehen beide Typen allmählich in einander über.

2. Die Reihe der Somiten, in die das Mesoderm im vorderen Körperabschnitt des Petromyzon sich teilt, fällt mit der Reihe der Somiten, die von Wijhe für die Selachier aufgestellt hat, zusammen; wir sehen in beiden Fällen einen ersten oder prämandibularen Somit einen zweiten, mandibularen u. s. w.

3. Der erste Somit, der sich bei Wirbeltieren differenziert, ist derjenige, welcher das erste vollständig entwickelte Myotom liefert; bei Petromyzon ist dies der vierte Somit, bei Acanthias der siebente.

4. Der erste oder praemandibulare Somit differenziert sich später als alle übrigen im primären Darm. Er teilt sich wie die nachfolgenden in ein Myotom und ein Sklerotom, allein er unterscheidet sich wie die übrigen Somiten durch das Fehlen der ihnen anliegenden Seitenplatten.

Aus dem Myotom des ersten Somiten entwickelt sich der grösste Teil der Augenmuskeln (die vom N. oculomotorius innervierte Muskulatur). Nach seiner Beziehung zum primären Darm, zur Chorda, zu den Carotiden wie auch wegen seiner Verbindung mit dem N. oculomotorius ist dies ein unzweifelhaftes Segment des Mesoderms und zwar des dorsalen Mesoderms, d. h. ein Somit.

5. Der zweite Somit behält auch ziemlich lange seine Verbindung mit dem primären Darm bei. Nachdem der zweite Somit sich vom primären Darm und von dem ventralen Mesoderm (Kieferbogen) differenziert hat, zerfällt er in ein Sklerotom, das die Anlage der Gaumenbasis bildet, und ein Myotom, das sich in den M. obliquus posterior s. superior, umbildet, der vom N. trochlearis innerviert wird.

6. Der dritte Somit zerfällt sehr früh in Mesenchym-Zellen, deren einer Teil das Sklerotom bildet, während der andere Teil in die Anlage der Augenmuskeln übergeht, die vom N. abducens innerviert werden.

8. Das Myotom des vierten Somiten, — das vordere postaurikuläre Myotom, zerfällt in einen inneren und einen äusseren Abschnitt, zwischen denen die Anlage des N. glossopharyngeus liegt. Aus dem äusseren Abschnitt entstehen zwei Fortsätze: ein supraaurikularer und ein subaurikularer. Aus dem subaurikularen Fortsatz entwickelt sich der M. obliquus capitis ant. inf., aus dem supraaurikularen Fortsatz des ersten und einiger folgenden Myotome entwickelt sich der M. obliqu. capit. ant. super. Die inneren Abschnitte des ersten und zweiten postaurikularen Myotoms verschwinden.

8. Alle übrigen Myotome teilen sich mehr oder weniger deutlich in äussere und innere Abschnitte. Die inneren Abschnitte, die innerhalb (medial) und unterhalb der Ganglien liegen, sind sowohl in phylogenetischer wie in entogenetischer Beziehung die primären. Die äusseren sekundären Abschnitte, die bei *Amphioxus* fehlen, bedecken die Ganglien von aussen her.

9. Die subbranchiale Muskulatur entwickelt sich aus dem ventralen Abschnitt einiger Myotome, die hinter der primären Grenze des Kiemen-Apparats vom 10. Myotom beginnend, liegen. Die primäre Segmentation der Anlage der subbranchialen Muskulatur verschwindet, die ungeteilte Anlage wächst stark nach vorn und segmentiert sich erst sekundär, entsprechend dem knorpeligen Kiemenbogen.

10. Die auf diese Weise festgestellte Somitenreihe der Petro-myzonten fällt mit der Somitenreihe des *Amphioxus* zusammen; die prä-mandibulären Somiten sind in Form der Kopfhöhle vorhanden, die mandibulären Somiten bilden vordere vollständig entwickelte Myotome,

denen zum Unterschied von den Cranioten die übrigen Myotome vollständig gleichen.

11. Die acht Visceraltaschen von *Petromyzon* nehmen die Stelle ein zwischen dem Mandibularbogen und dem ventralen Fortsatz des zehnten Somiten, sie entsprechen demnach den acht intersomitalen Zwischenräumen. Eine vollständige topographische Übereinstimmung zwischen den somitalen und den visceralen Taschen wird bei *Petromyzon Planeri* in keinem Stadium beobachtet. Allein der Abwesenheit der topographischen Übereinstimmung darf keine grosse phylogenetische Bedeutung zugeschrieben werden, weil sie durch die Forderung embryonaler Prozesse bedingt wird.

12. *Petromyzon* und *Gnathostoma* stammen ab von einer allgemeinen, mit acht Kiemenspalten versehenen Form, von dem hypothetischen *Octotrema*. Bei den noch weiter entfernten Vorfahren war die Zahl der Kiemenspalten grösser — infolge der Entwicklung einiger überflüssigen Kiemenspalten, die sich bei den Myxinoiden und *Acrania* (*Polytremata*) erhalten haben. Die vorderen Visceraltaschen sind bei allen Wirbeltieren der Jetztzeit in gleicher Weise vorhanden.

13. Die Nervenbündel, die sich von dem Medullarrohr ablösen, vermischen sich sehr früh mit Zellen, welche sich von dem oberflächlichen Ektoderm ablösen; auf diese Weise entsteht eine Masse abge-sonderter Zellen ektodermatischen Ursprungs, das Mesektoderma. Nur ein Teil des letzteren nimmt Anteil an der Bildung der Nerven und Ganglien; ein anderer Teil verwandelt sich in Bindegewebe. Dem Mesektoderm mischen sich auch abgetrennte mesodermale Zellen bei, und in späteren Stadien der Entwicklung des *Petromyzons* kann man zwischen den Mesenchymzellen die Mesodermal- von den Mesektodermalzellen nicht unterscheiden.

14. Die Anlage eines vollständigen Segmentganglions setzt sich zusammen aus drei Teilen, aus dem medialen Mesenchymabschnitt (einem Teil der Nervenstreifen) und zwei ektodermalen Plakoden — einem lateralen und einem epibranchialen. In den Schädelganglien mengen sich diese Anlagen; aber die Rückenmarksganglien sind ausschliesslich aus dem medialen Abschnitt zusammengesetzt: die entsprechenden lateralen Plakoden bilden in Verbindung mit der sie vereinigenden Längskommissur den *Ramus lateralis vagi*, die epibranchialen Plakoden auf dieselbe Weise die *Rami branchio-intestinales vagi*.

15. In jedem intersomitalen Zwischenraum findet sich bei *Petromyzon* an jedem segmentalen Dorsalnerven ein Ganglion, nämlich im ersten intersomitalen Zwischenraum zwischen dem ersten und zweiten

Somit der N. trigeminus I; im folgenden der Trigeminus II, Acustico-facialis, Glossopharyngeus, Vagus, Spinalis I (Vagusanhang), Spinalis II u. s. w.

16. Der Nerv des ersten intersomitale Zwischenraumes, der Trigeminus I, ist unvollständig, seinen Ganglien fehlen die entsprechenden epibranchialen Plakoden; es fehlen auch die besonderen visceralen Bögen, die dieser Nerv innervieren sollte. —

17. Der Trigeminus II besitzt auch keine besonderen epibranchialen Plakoden — das hat seinen Grund in der Abwesenheit der Visceralspalte vor dem mandibularen Bogen, welcher von dem Nerv innerviert wird.

18. Der Acustico-facialis ist der vollständige Nerv des dritten intersomitale Zwischenraumes; seine laterale Plakode spaltet sich von dem Gehörbläschen ab, allein die epibranchiale Plakode liegt auf der ersten Visceraltasche auf. Dieser Nerv innerviert den Sublingualbogen.

19. Der Glossopharyngeus, der Nerv des vierten intersomitale Zwischenraumes und des ersten Kiemenbogens, setzt sich zusammen aus dem medialen Abschnitt und der epibranchialen Plakode. —

20. Der Nervus Vagus ist ein zusammengesetzter Nervenkomplex, der zu vielen Segmenten gehört. Sein medialer Abschnitt gehört einem Segment, dem fünften intersomitale Zwischenraum, allein er sammelt eine lange Reihe lateraler Plakoden; die Reihe beginnt mit der Plakode des Glossopharyngeus und erstreckt sich den ganzen Körper entlang; so bildet sich der Ramus lateralis vagi. Andererseits legen sich die epibranchialen Plakoden des zweiten und der folgenden Kiemenbogen zusammen und bilden den Ramus branchio-intestinalis vagi.

21. Der Spinalis I entwickelt sich aus dem medialen Abschnitt; er tritt auf späteren Stadien in den Bestand des Ganglion vagi in Form des Vagus-Anhanges. Die folgenden Spinalganglien, die während des ganzen Lebens selbständig bleiben, halten, so scheint es, die Verbindung mit den entsprechenden epibranchialen und lateralen Abschnitten durch Verbindungszweige mit dem R. lateralis und dem R. branchio-intestinalis vagi aufrecht.

22. Die gegenwärtigen Methoden der embryologischen Forschung sind noch zu ungenügend, um auf Grund der Beobachtung mit Sicherheit die Frage nach dem Ursprung der ventralen Nerven und nach dem Charakter der Verbindung zwischen den Muskel- und Nervenzellen zu beantworten.

23. Als ventrale Nerven der ersten drei Myotome erscheinen Oculomotorius, Trochlearis und Abducens. — Für das vierte und fünfte Myotom entwickeln sich keine ventralen Nerven; die Nerven des sechsten

Myotoms legen sich an, aber verschwinden; die Nerven des siebenten Myotoms erhalten sich während des ganzen Lebens in Form der vorderen ventralen Spinalnerven. —

24. Der Boden des Hirntrichters kann mit dem grössten Recht für das vordere Ende der Medullarachse gehalten werden.

25. Im verlängerten Mark des *Ammocoetes* machen sich 5–6 Encephalomeren kenntlich; an sie schliesst sich unmittelbar die Reihe der Myelomeren des Rückenmarks. Es besteht eine vollständige topographische Übereinstimmung zwischen den Myelomeren und den Somiten und eine Zahlenübereinstimmung zwischen den Encephalomeren und den Somiten. Die Abgangsstellen der Wurzeln der dorsalen Schädelnerven sind annähernd regelmässig nach Encephalomeren geordnet.

26. Eine bestimmte Grenze zwischen Kopf und Rumpf giebt es bei *Petromyzon* nicht. Die segmentale Zusammenstellung des Kopftheiles ist je nach der Bestimmung auf Grund des Visceralapparates, der Nerven, der Myotome und des Skelets eine verschiedene. Eine Grenze zwischen Kopf und Rumpf kann man nur bei denjenigen Tieren bestimmen, bei denen ein knorpeliger oder knöcherner Schädel, der gelenkig mit der Wirbelsäule verbunden ist, besteht. Aber auch diese Grenze kann bei den verschiedenen Arten der *Gnathostomen* verändert werden. —

Die Abhandlung ist mit sieben vortrefflichen Tafeln versehen; die ersten fünf geben Abbildungen einzelner Schnitte, die beiden letzten schematische Übersichtsbilder.

Mitrophanow-Warschau setzte seine embryologischen Untersuchungen sehr fleissig fort. Es liegen uns vier Abhandlungen (Nr. 67–70) vor, die sich mit der ersten Entwicklung der Vögel und Reptilien beschäftigen.

In der ersten der betreffenden Abhandlungen (Nr. 67) beschreibt Mitrophanow die ersten Anfänge der Entwicklung der Saatkrähe (*Corvus frugilegus*), ferner die ersten Anfänge der Entwicklung der Hausente (*Anas domestica*) und die ersten Anfänge der Entwicklung der Flussschwalbe (*Sterna hirundo*). Obgleich ein Teil dieser Arbeit in deutscher Sprache (Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. 69, Leipzig 1901, und Bd. 71, Leipzig 1902, pag. 189–210) veröffentlicht worden ist, so halte ich mich doch für berechtigt — im Sinne der Stetigkeit dieser Berichte — auch hier ein kurzes Referat zu liefern, zumal, da nicht jedem Leser die Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie ohne weiteres zugänglich ist.

Der Verfasser giebt in jener Abhandlung zuerst die genaue Einzelbeschreibung, die durch gute und übersichtliche Bilder erläutert wird, und knüpft daran einige Schlussfolgerungen, die sich ihm aus seinen Beobachtungen ergeben haben. — Das ist eine sehr zweckmässige, lobenswerte und nachahmungswerte Sitte, denn dadurch sichert er sich vor falschen Deutungen. Überdies lesen unzweifelhaft viele die Schlussätze, aber nur wenige den eigentlichen Text.

I. An die Untersuchungen über die Saatkrahe knüpft der Verf. folgende Schlussätze:

1. Das Blastoderm der eben gelegten Eier giebt durch die verschiedene Dicke seiner Ränder die Möglichkeit die Achse des Embryo zu bestimmen.

2. Das Ektoderm differenziert sich als eine selbständige Schicht in der Mitte der Scheibe, mehr zum hinteren Rand der Scheibe hin.

3. Je mehr das Ektoderm sich zur Peripherie hin differenziert, um so dicker wird es in seinem mittleren Gebiet (34—44 μ und mehr), es bildet sich dabei eine besondere scheibenförmige Verdickung aus und zwar excentrisch, d. h. dem hinteren Ende des zukünftigen Embryos zu.

4. Oft erscheint in der Mitte dieser Verdickung noch eine besonders verdickte Stelle, (Ektoderm-Insel) der primitive Knoten.

5. Die Mitte der ektodermatischen Verdickung (oder des primitiven Knotens) erscheint als Ausgangspunkt für die weiteren morphologischen Ablagerungen, in Form eines primitiven Streifens, welcher von hier aus allmählich kaudalwärts deutlich erkennbar wird. Das vordere Ende, das aber früher entstanden ist, ist stets deutlich sichtbar.

6. Auf demselben Wege, von dem Centrum der Verdickung ausgehend, am vorderen Ende des primitiven Streifens beginnend, in der Richtung zum hinteren Körperende kaudalwärts, bildet sich allmählich die Primitiv-Rinne aus.

II. Aus der Untersuchung der ersten Entwicklung der Haus-ente ergeben sich folgende Thatsachen:

1. Als die erste Differenzierung in dem bebrüteten Blastoderm erscheint die Bildung eines hellen Feldes, und näher zum hinteren Rande im hellen Feld eine scheibenförmige Verdickung des Ektoderms.

2. Das allmählich vom Centrum zur Peripherie sich differenzierende Ektoderm zeigt die grösste Mächtigkeit (32—43 μ und mehr) in der Mitte der oben erwähnten Verdickung.

3. In der Mitte der Verdickung tritt ein scharf begrenztes Inselchen

auf, der Primitivknoten, er ist bei der Hausente eine viel stetigere Bildung als bei anderen Vögeln.

Der Primitivknoten ist der Ausgangspunkt für die Bildung des Primitiv-Streifens, welcher sich allmählich kaudalwärts differenziert, bisweilen bis zur Grenze des dunkeln Feldes (*Area opaca*) reicht, bisweilen auch dann schon allmählich in derselben Richtung, d. h. vom Centrum aus kaudalwärts sich in die Primitiv-Rinne umwandelt. Das vordere (cerebrale) Ende dieser Bildung ist viel deutlicher als das hintere (kaudale) Ende.

5. Durch einige Thatsachen in der Entwicklung der Hausente (die in querer Richtung ausgezogene Form der Keimscheibe und der *Area pellucida*, die Bildung des Prostoma u. a.) ist die Annäherung an die Reptilien, durch andere Thatsachen (das Erscheinen des Primitivknotens vor der Bildung des Primitivstreifens) die Annäherung an die Säugetiere gegeben.

III. Die erste Entwicklung der Flussschwalbe (*Sterna hirundo*) — das Material wurde 1898 in Kiel bei Gelegenheit des anatomischen Kongresses gesammelt. Das Ergebnis der Untersuchung ist:

1. Die nicht bebrüteten Teile haben einen Durchmesser von 3,25 — 3,5 mm, in ihnen ist die *Area pellucida* noch nicht oder noch unvollständig differenziert, oder ist ganz leicht angedeutet, in welchem Falle sie höchstens 1,7—2 mm im Durchmesser hält. In der so differenzierten *Area pellucida* kann man bereits die scheibenförmige ektodermale Verdickung (bis 40 μ) erkennen; das Centrum der Verdickung liegt dem hinteren Ende näher, der hintere Rand ist durch den breiten Rand der *Area opaca* gegeben. Die Differenzierung ist stetig und am deutlichsten ausgeprägt in der Keimscheibe, die 4 mm im Durchmesser hält, deren *Area pellucida* allmählich bis zu 2 mm angewachsen ist.

2. In der mehr entwickelten Keimscheibe erscheint in jener erwähnten Verdickung das ektodermatische Inselchen, der Primitivknoten; bei einer 4—5 mm grossen Keimscheibe beginnt bereits der Primitivstreifen sich zu bilden.

3. Der Primitivstreifen hat seine vollendete Form in einer Keimscheibe von 5 mm Grösse; er erreicht in dem betreffenden Präparate nicht die *Area opaca* und ist in seinem vorderen Ende schärfer abgegrenzt als hinten.

Aus der Zusammenstellung der hier wiedergegebenen Resultate in Betreff der ersten Entwicklung der Saatkrähe, Hausente und Schwalbe ergibt sich ohne Schwierigkeit, dass die vom Verf. aufgestellte Norm der Entwicklung des Hühnereies (Ergebnisse Bd. IX, IV. Bericht,

Nr. 129) sich mit geringen Besonderheiten auch bei den anderen Vögeln findet. Überall giebt sich die morphologische Differenzierung in der Bildung einer centralen ektodermatischen Verdickung zu erkennen. Es ist nicht notwendig, dass diese Verdickung gerade wirklich central liegt; im Gegenteil, bei den Schwimmvögeln liegt sie näher dem hinteren Rande, hat aber mit dem Grenzgebiet zwischen der *Area pellucida* und *Area opaca* keine organische Verbindung. —

Als neu — im Vergleich mit dem Huhn — erscheint die Bildung des Primitiv-Knotens selten bei der Saatkrähe, beständiger bei der Hausente und der Flussschwalbe. Beim Huhn wird diese Bildung als eine sehr seltene Abweichung von der Norm beobachtet. Das Auftreten des Primitiv-Knotens hat jedenfalls einen palingenetischen Charakter — in der Entwicklung der Vögel ist das Auftreten des Primitiv-Knotens, weil es der Bildung des Primitivstreifens voraufgeht, als ein wichtiges Moment zu vermerken. In der Entwicklung des Hühnchens fällt dieses Moment vielfach fort — noch ein Beweis mehr dafür, dass die Entwicklung des Hühner-Embryos, trotzdem dass sie am leichtesten zugänglich ist, zur Bestimmung der typischen Grundzüge der Entwicklung der Vögel sich durchaus nicht eignet.

Das Wachsen des Primitiv-Streifens beginnt in der Mitte der Verdickung am Primitiv-Knoten und geht kaudalwärts weiter; ebenso verhält es sich mit der Primitiv-Rinne. Das vordere (kraniale) Ende dieser beiden Bildungen, das zuerst sichtbar wird und undeutlicher erkennbar ist als das hintere (kaudale) Ende, hat insbesondere eine palingenetische Bedeutung; es entspricht dem Prostoma der Reptilien, dessen Form es mitunter auch annimmt. Der ganze Mittelteil und das hintere (kaudale) Ende der Bildungen ist folglich für die Vögel, wahrscheinlich auch für die Säugetiere, eine neue Erwerbung.

In einer anderen! Abhandlung schildert Mitrophanow (68) die erste Entwicklung der Reptilien. Er war bestrebt, eine Bestätigung derjenigen Behauptungen zu finden, die er in betreff der Vögel ausgesprochen hatte. Er untersuchte die Eidechse (*Lacerta agilis*) und die Ringelnatter (*Tropidonotus natrix*). Nach einigen einleitenden Worten giebt der Verfasser eine sehr ausführliche Schilderung der einzelnen von ihm beobachteten Stufen der Entwicklung, zuerst der Eidechse, dann der Natter.

I. Auf Grund der Beobachtung des ersten Entwicklungsvorganges der Eidechse giebt der Verfasser folgende Übersicht.

1. Im Stadium der Blastula besitzt die Keimscheibe der Eidechse die Form einer Ellipse, deren kleine Achse (etwa 3 mm) mit der zu-

künftigen Achse des Embryo zusammenfällt. Der vordere Rand des Blastoderms ist zugespitzt und dünner als der hintere, der abgestumpft ist.

2. Die zu dieser Zeit unter dem Blastoderm befindliche Höhle liegt excentrisch, näher dem hinteren Rand der Keimscheibe; bei der Weiterentwicklung vertieft die Höhle sich in den Dotter hinein und erscheint rundlich. Indem sie an der Oberfläche durchsichtig wird, differenziert sich die Area pellucida und um diese herum wie ein Rahmen die Area opaca. An Keimscheiben, die vom Dotter abgehoben sind, ist der Unterschied zwischen der Area pellucida und opaca nicht so scharf ausgesprochen, wie gewöhnlich bei Vögeln. Es ist dadurch bedingt, dass der Dotter des dunkeln Fruchthofes (Area opaca) hier weniger eng mit dem Blastoderm verbunden ist.

3. Die Differenzierung des Ektoderms in Form eines selbständigen Keimblattes und das Auftreten einer sekundären segmentalen Höhle ist zu beobachten in Keimblättern, die mindestens 4,5 mm im Durchmesser halten. Der bisher elliptische Umriss des Blastoderms wird dabei rundlich.

4. Das Ektoderm differenziert sich zuerst im centralen Teil; es erreicht hier die stärkste Dicke (40 μ und mehr); in dem peripherischen Abschnitt geht die Differenzierung allmählich vor sich, sie ist abhängig von der Trennung des Dotter-Entoderms und von dem Wachstum der sekundären segmentalen Höhle.

5. Das zu dieser Zeit sich differenzierende Dotter-Entoderm bildet eine gleichmässige Platte, durch die die sekundäre Segmentalhöhle von der unteren Keimschicht getrennt wird; im Centrum dieser Platte lagern sich die zelligen, an Dotterkörnchen reichen Elemente reihenweise an, sie bilden ein ziemlich dichtes Netz. Durch das Netz wird eine Insel gebildet, die sich aus dem übrigen dünnen Dotter-Entoderm erhebt und im Centrum des Blastoderms in Form eines Flecks durchscheint.

6. Der verdickte Teil des Ektoderms, der die beschriebene Insel des Dotter-Entoderms von oben her bedeckt, ist von dem Entoderm durch die sekundäre Segmenthöhle getrennt und steht mit dem Entoderm in keiner Verbindung. Nur in Keimscheiben von mindestens 5,5 mm im Durchmesser werden weitere Ablagerungen im Ektoderm beobachtet, welche damit enden, dass die erwähnte centrale Verdickung sich zum hinteren Rande der Scheibe ausdehnt und hier, nicht weit von der Mitte, ihre grösste Dicke (50 μ und mehr) erreicht.

7. An dieser am meisten verdickten Stelle, die gleichzeitig mit dem oben beschriebenen centralen Fleck auftritt, erscheint eine kleine

quere Vertiefung, die den Anfang des Prostoma darstellt. Die sekundäre Segmenthöhle ist auch hier in Form einer Spalte ausgesprochen; das Dotter-Entoderm ist auf diese Weise auch hier differenziert und nimmt an der Bildung des Prostoma keinen Anteil.

8. Das verdickte Ektoderm vor dem Prostoma zeichnet sich durch den Charakter und die Lagerung seiner Elemente aus: die Ränder des Prostoma werden dicker, die Vertiefung wird tiefer, am Boden der Vertiefung vollzieht sich die Proliferation des Mesoderms. Das Dotter-Entoderm tritt mit der Anlage des Mesoderms in Berührung, behält aber seine Selbständigkeit. Der Prozess der Gastrulation vollzieht sich ausschliesslich im primitiven Ektoderm.

Der Verfasser hebt hervor, dass er sich zu den Beobachtungen Wills und Janosiks im Gegensatz befindet: Er vermag nicht zuzugeben, dass der centrale Fleck der Ausdruck der primitiven und ununterbrochenen Verbindung aller drei Keimblätter ist; das oberste Blatt, die oberste der drei Schichten des Blastoderms, ist differenziert durch die Bildung der sekundären Segmenthöhle. Janosik hat viel weiter vorgeschrittene Embryonen zur Untersuchung gehabt.

II. Bei der Schilderung der Entwicklung der Natter zieht der Verfasser die von Will mitgeteilten thatsächlichen Beobachtungen vielfach mit in Erwägung. Auf Grund seiner eigenen persönlichen Beobachtungen, sowie des von Will mitgeteilten faktischen Materials schildert der Verfasser die erste Entwicklung der Natter zur Zeit der Bildung der Keimblätter wie folgt:

1. Nach der Bildung des Blastoderms erscheint unter demselben eine weite Höhle, durch die Blastoderm und Dotter von einander getrennt sind; die tiefer liegenden Elemente des Blastoderms, reihenweise angeordnet, durchziehen die Höhle nach allen Richtungen: das jüngste Stadium zeigt bereits die äusserste Schicht des Blastoderms als aus einer Lage Zellen bestehend; an diese Zellenlage stossen nun hie und da einige tiefer liegende Zellenelemente; zwischen diesen und jenen ist bereits ein Unterschied im Bau bemerkbar: die äussere Schicht muss als das Ektoderm gelten, die tiefer liegenden Elemente aber sind das Dotter-Entoderm in seinem noch nicht differenzierten Zustand.

2. Das mittlere Gebiet des Entoderms erscheint — noch vor der allendlichen Differenzierung des Dotter-Entoderms — mehr verdickt als die periphere Zone. Die Verdickung hat ihren Grund darin, dass die Zellen sich hier in radialer Richtung ausziehen, sich verlängern und den Charakter eines Cylinder-Epithels annehmen und auf diese Weise das Erscheinen des Embryonalschildes vorbereiten. Die Veränderungen

im Dotter-Entoderm haben zu dieser Zeit noch keine ganz bestimmte Form.

3. Im hinteren Gebiet des Embryonalschildes wird die Verdickung des Ektoderms bemerkbarer: hier erscheint die erste Vertiefung, die zur Bildung der Gastrulaeinstülpung führt. Das Dotter-Entoderm nimmt an der Bildung der Verdickung keinen Anteil.

4. Die verdickten Ränder der Einsenkung, wie auch die Ränder des primitiven Darms, behalten ihre Selbständigkeit und kommen nur in Berührung mit der Platte des Dotter-Entoderms. Die oberflächlichen Zellen der Verdickung behalten ihren epithelialen Charakter, die tieferen Zellen gehen an den Seiten und hinter dem Prostoma in die Anlage des Mesoderms über. Unmittelbar vor dem Prostoma tritt eine verdickte ektodermatische Platte hervor, und darunter bildet sich aus der vorderen Wand des primitiven Darms der Chorda-Entoblast.

Die Elemente des Dotter-Entoderms, die nicht zu der Bildung jener Platte gebraucht werden, werden gleichfalls zum Aufbau des Mesoderms verwandt.

III. Als Ergebnis der Kritik der Lehre von der Primitivplatte spricht der Verfasser seine Ansicht dahin aus, dass der erste Schritt der morphologischen Ablagerungen in der Keimscheibe bei allen Amnioten typisch in der Bildung eines Primitivknotens besteht. —

IV. Allgemeiner Charakter der ersten Entwicklung der Reptilien. Als Hauptergebnis der vorliegenden Untersuchung ist vor allem die Thatsache zu nennen, wonach das Ei der Reptilien bis zum Beginn der Invagination nur eine Blastula darstellt, in der die einzelnen Schichten sich nicht infolge eines maskierten Prozesses der Gastrulation gebildet haben, sondern als Resultat einer allmählich eingetretenen Differenzierung der oberflächlichen und tiefer gelegenen Elemente entstanden sind. Nur im Ektoderm vollziehen sich die morphologischen Ablagerungen, die zur Bildung eines Prostomas und der beiden Keimblätter palingenetischen Charakters führen. Alle tiefer gelegenen Elemente des Blastoderms, die im ganzen das sog. Dotter-Entoderm bilden, haben zu den erwähnten morphologischen Ablagerungen keine Beziehung — sie verbinden sich später mit dem Entoderm und treten in den Bestand des Mesoderms.

Die morphologischen Veränderungen im Ektoderm geben sich vor allem kund in der Bildung einer mittleren Verdickung, und im hinteren Abschnitt derselben bildet sich der Primitivknoten, in dem dann zuletzt die Gastrula-Einsenkung stattfindet.

Die Verdickung des Ektoderms, welche der Bildung des Primitiv-

knotens vorausgeht, hat bis zum Beginn der Invagination bestimmte Umrisse. Deshalb hat der Verfasser es nicht für nötig gehalten, den Begriff der Primitivplatte festzuhalten.

Der grösste Teil der ektodermalen Verdickung, die vor dem Primitivknoten liegt, gewinnt allmählich einen mehr bestimmten Charakter — es ist der sog. Embryonalschild; der Primitivknoten entsteht somit im Gebiet des Embryonalschildes.

Das axiale Gebiet des Ektoderms vor dem Primitivknoten differenziert sich histologisch und präformiert die Medullar-Platte.

Die Invagination und der Beginn der Gastrula-Einstülpung zeigt sich in dem Gebiet des Primitivknotens — zuerst als ein querer geradliniger Spalt, durch den der Knoten in zwei ungleiche Hälften, eine vordere kleinere und eine hintere grössere geteilt wird. Die Gastrulation vollzieht sich demnach im primitiven Ektoderm. Dieser Satz scheint der Vorstellung von der Bildung der primitiven Keimblätter zu widersprechen, insofern als bis zur Invagination nur von dem Blastoderm die Rede ist, aber von einem Ektoderm oder Entoderm erst nach Vollendung des Gastrula-Prozesses geredet werden kann.

Aber dieser Widerspruch ist ein scheinbarer. Der Begriff des Keimblattes ist nicht nur mit der morphologischen Differenzierung, sondern mit der histologischen Differenzierung verbunden. Beide Prozesse können aufeinanderfolgen, aber sie können auch gleichzeitig eintreten; sie können aber auch unabhängig voneinander erfolgen, so dass der histologische Prozess dem morphologischen vorangeht, wie bei den Sauropsiden.

Der Verfasser schliesst sich in seiner Ansicht an Schauinsland an. — (Entwicklung der Hatteria 1899).

69. Mitrophanow (Nr. 69) untersuchte ferner die ersten Anfänge der Entwicklung der Wachtel (*Coturnix communis*). Die Untersuchung schliesst sich an die oben erwähnte (68) an. Die durch eine Anzahl Textfiguren illustrierte Beschreibung der einzelnen Stadien kann nicht wiederholt werden; ich beschränke mich auf die Mitteilung des Ergebnisses, dass auch hier beim Wachtel-Ei nach Differenzierung des Ektoderms in demselben eine Verdickung auftritt; aus dem Centrum der Verdickung bildet sich der Primitivknoten, und dieser dient zum Ausgangspunkt für die Bildung des Primitivstreifens.

In einer weiteren Mitteilung erörtert **Mitrophanow (70)** noch ein Mal das Verhalten der Primitivplatte in der Entwicklung der Reptilien und Vögel. Er knüpft an die Mitteilungen Wills, Kollers, Lwows,

Hertwigs und anderer Autoren verschiedene kritische Bemerkungen und folgert daraus, dass eine Primitivplatte im Sinne Wills nicht existiert. Die von Will gesehene Bildung ist bereits von Strahl als Knopf beschrieben. Man darf die Bezeichnung Primitivplatte im Sinne Wills nicht beibehalten, denn in der Anwendung dieser Bezeichnung von seiten anderer Autoren ist eine genaue Bestimmung wie eine gleiche Auffassung zu vermissen.

Es ist deshalb vom Verfasser vorgeschlagen worden, die Bezeichnung „Primitivplatte“ in der Auseinandersetzung des Prozesses, welcher der Gastrulation der Reptilien vorausgeht, nicht zu verwenden; nichtsdestoweniger ist dieser Ausdruck zu verwerten in der Beschreibung der Entwicklung der Vögel.

Der Verfasser hebt des weiteren folgendes in betreff der Sauropsiden besonders hervor:

1. Für allgemeine mittlere Verdickungen, die im Bereich des sich differenzierenden Ektoderms sich bilden, will der Verfasser die Bezeichnung Embryonalschild festhalten. Bei den Reptilien und bei den Schwimmvögeln erreicht der Embryonalschild seine grösste Mächtigkeit im hintern Gebiet (Eidechse). Es ist sehr verführerisch, diesen Teil besonders zu benennen, aber es ist besser, eine Bezeichnung zu unterlassen. Mit Rücksicht darauf, dass eine solche Verdickung auch bei Vögeln (Huhn) vorkommt, könnte man diese vielleicht als „Primitivverdickung“ bezeichnen und darunter das Maximum der Verdickung des Ektoderms bis zum Auftreten anderer mehr bestimmten Bildungen verstehen.

2. Der Primitivknoten. Bei den Reptilien nimmt diese Bildung einen bestimmten Charakter erst in dem Moment an, wo in demselben sich die quere, grade oder bogenförmige Einsenkung zeigt; bis dahin haben wir bei den Eidechsen nur eine verdickte Insel des Ektoderms, den Primitivknoten. Das Auftreten des Primitivknotens kann in der Entwicklung der Sauropsiden als ein charakteristisches Moment um so mehr anerkannt werden, als diese Bildung auch in der Entwicklung der Säuger gesehen worden ist (Bonnet).

3. Die Bildung der Gastrula-Einsenkung. Bei Reptilien erscheint die Einsenkung, die an der Oberfläche des Primitivknotens beginnt, sobald sie vollkommen ausgebildet ist, als ein Sack; bei Vögeln dagegen erscheint sie als Primitivfurche, welche sich typisch im vordern Abschnitt des Primitivstreifens zeigt und allmählich kaudalwärts nach hinten zu fortschreitet. Die Vertiefung ist gewöhnlich nur unbedeutend, aber in einzelnen Fällen kann sie der Gastrula der

Reptilien ähnlich werden. Nach Schauinsland ist bei einigen Vögeln diese Grube (— auf dem Hensenschen Knoten) stark, vertieft sich und senkt sich in Form des rudimentären primitiven Darms in den Kopf- fortsatz ein. Doch behauptet der Verfasser, dass nur das vordere Ende der Primitivfurche dem Prostoma (primitiven Mund) der Reptilien entspricht.

Nachdem der Verfasser dann noch einige neuere litterarische Erscheinungen (Voeltkow, Gerhardt, Ballowitz u. a.) in betreff der Primitivplatte berücksichtigt hat, fährt er fort:

Aus allen bisher angeführten Thatsachen geht hervor, dass die sogenannte Primitivplatte einen sehr verschiedenen Charakter darbietet — bei ihrem ersten Auftreten und später — während sich die oberflächliche Einsenkung bildet, und die Proliferation der zelligen Elemente in ihr beginnt. Beim ersten Auftreten ist das fragliche Gebilde gekennzeichnet worden durch die Bezeichnung „Primitivverdickung“; der Name Primitivplatte ist zu vermeiden. Zweckmässig findet der Verfasser die von Ballowitz vorgeschlagene Bezeichnung Urmundplatte, die er deshalb adoptiert. Der Verfasser sagt: Aus der allgemeinen mittleren Verdickung des Ektoderms oder aus dem Embryonalschild hebt sich zuerst hervor die Urmundplatte (Ballowitz), danach bildet sich darin eine Vertiefung, die Stelle wird allmählich dicker und deshalb ist es besser, dafür die Bezeichnung Primitivknoten zu gebrauchen. Der Primitivknoten ist ektodermatischen Ursprungs und verliert nicht seine Verbindung mit dem Ektoderm; in der Folge aber, sobald die ihn zusammensetzenden Zellen, sowohl im Innern als auch an seiner untern Fläche proliferieren, verliert er seine ursprüngliche Beschaffenheit und gewinnt den Charakter eines indifferenten Gewebes, in welchem die Keimblätter nicht von einander differenziert sind.

71. Schimkewitsch (71) versucht es, die bekannte Thatsache dass die Linse bei Amphibien sich regenerieren kann, anders zu erklären, als bisher geschah.

Es ist eine Thatsache, dass nach Entfernung der Linse aus den Augen einiger Amphibien sich eine neue Linse bildet, aber nicht aus den Resten der alten, wie bei Säugetieren (Gomin 1896), sondern aus dem Rand der Iris. (Colucci, Wolf, Müller, Kochs, Fischel). Der Verfasser hat nun schon 1898 (bei Gelegenheit eines Referates über Linsen-Regeneration, im Journal für Naturwissenschaft und Geographie) darauf hingewiesen, dass die Vorgänge bei der Regeneration der Linse sehr an die Linsenbildung im Scheitelauge der Eidechsen (Hatteria und

Iguana), sowie der Neunaugen (nach Studnicka) erinnerten. In allen diesen Fällen erscheint die Linse einfach als eine Verdickung der distalen Wand der Augenblase. Es häufen sich in neuester Zeit die Thatsachen, aus denen man folgern muss, dass die unpaaren Augen der Wirbeltiere, die Reste eines Augenpaares darstellen. So hat Klinkowström gezeigt, dass bei Iguana zu den Scheitelaugen 2 Nerven hinzutreten, ein rechter und ein linker, während Petromyzon nur einen linken Nerv hat. Dandy hat ferner nachgewiesen, dass das Scheitelauge in Wirklichkeit der Rest einer paarigen Anlage ist; aus der linken Anlage bildet sich das Auge, aus der rechten Anlage der Stiel der Epiphyse. Über die Zahl der ursprünglichen Augenpaare kann man verschiedener Meinung sein, je nachdem man die Augen der Neunaugen beurteilt. Wenn man die vorderen Augen als die paraphysealen und die hinteren als die epiphysealen ansieht (Gegenbaur), so muss man schliessen, dass die Vorfahren der Wirbeltiere 3 Paar Augen besessen haben. Wenn man aber mit Dandy beide Augen der Neunaugen als epiphyseale und einem Paare angehörig ansieht, das in die Mitte gerückt ist, so kann man für die Vorfahren der Wirbeltiere nur 2 Augenpaare zulassen. Doch das ist hier einerlei; es steht fest, dass die Augenblasen der paarigen wie der unpaarigen Augen nach dem gleichen Prinzip gebildet werden, und dass die paarigen Augen eine Modifikation des vorderen Augenblasenpaares, die unpaarigen die Reste eines oder zweier andern Paare darstellen. Aber zu der Zeit, als die paarigen Augen eine becherförmige Gestalt annahmen, infolge der Einstülpung eines Teiles der Blase in den andern, behielten die unpaarigen Augen ihre Blasenform. Es ist nicht schwierig, sich vorzustellen, in welcher Weise der Übergang der blasigen Form in die Becherform stattfand. Als das vordere Paar der blasenförmigen Augen vom Rücken nach der Seite herabrückte, so musste die nach unten gerichtete Seite jeder Augenblase, weil sie auf Widerstand der umgebenden Gewebe stiess, sich einstülpen, und in die becherförmige Höhle, die auf diese Weise gebildet wurde, konnte das Bindegewebe der Umgebung eindringen. Die embryonale Entwicklung wiederholt genau denselben Prozess. Die erste Anlage der paarigen Augen findet in Form von Blasen statt. Dann stülpt sich die untere Blasenwand ein, und es entsteht ein Becher, dessen Öffnung nach unten gerichtet ist. In diese Öffnung tritt das Bindegewebe zur Bildung des Glaskörpers. Infolge des weiteren Wachstums und Baues des Bechers verwächst die untere Öffnung mit Ausnahme der Augenpupille, die am distalen Ende des Bechers liegt. Wir nehmen an, dass ein solches blasenförmiges Auge an seinem distalen Ende eine Linse besitzt, die

durch die Verdickung der Blasenwand selbst gebildet wird, wie in dem Scheitelauge der Hatteria. Wo soll diese Linse sich nun nach der Invagination der unteren Blasenwand zeigen? Unzweifelhaft am oberen Rande der Pupille. Diese Linse aber ging verloren und wurde durch eine neue, eine dermale, ersetzt, die wahrscheinlich aus irgend einem Gefühlsorgan hervorgegangen ist. Der Verfasser meint, annehmen zu müssen, dass die sog. innere Linse eine gewisse provisorische Spur hinterlassen hat. Sicher ist, dass bei Amphibien die Linse vom oberen Pupillenrand aus sich regeneriert, d. h. dort, wo sich die innere Linse des blasenförmigen Auges nach der Umbildung in ein becherförmiges Auge befinden musste.

Nach der Anschauung des Verfassers wird somit durch die Entfernung der Linse eines Amphibiums — die Bildung der alten Anlage der innern Linse angeregt, wie sie einst der Augenblase der Vorfahren der Wirbeltiere eigentümlich war. — Wir wissen nicht genau, wodurch die beschriebene Verlagerung des ersten Paares der Augenblasen vom Rücken nach der Seite bedingt worden ist, doch muss hervorgehoben werden, dass das Herabrücken jedenfalls begleitet war von einem Herabrücken der Wurzeln des Sehnerven auf die untere Hirnfläche. Alle Kopfnerven, abgesehen von den Nerven des unpaaren Auges, sind stark nach unten gerückt, der Sehnerv noch mehr als die andern. Diese Verlagerung ist so weit gegangen, dass die Sehnerven, indem sie aufeinander zuwuchsen, sich kreuzten, sodass der linke Sehnerv auf die rechte, der rechte auf die linke Seite ging — so bildeten sie das Chiasma. Auf diese Weise ist das Chiasma eine Folge der Verlagerung und Versetzung der Sehnerven, die begleitet oder vielleicht hervorgerufen hat die Verlagerung und die Versetzung des vorderen Augenpaares nach der Seite. Weiter will der Verfasser nicht mit seinen Vermutungen gehen.

Es würde ihm genügen, wenn die Leser aus dem Gesagten auch die Überzeugung gewannen, dass die Regeneration der Linse bei Amphibien keineswegs eine so geheimnisvolle Erscheinung ist, wie es einige Biologen meinen.

72. Rjäshew (Nr. 72) hat in Dorpat unter der Leitung des Prof. A. Rosenberg die Entwicklung der Extremitätenknochen einiger Säuger untersucht und die Ergebnisse in seiner Magisterdissertation beschrieben. Die im allgemeinen kurze Abhandlung ist durch drei grosse Tafeln mit vielen Abbildungen ausgezeichnet. Ein Referat über die fleissige und sorgfältige Arbeit aber stösst auf unüberwindliche Schwierigkeiten. Der Verfasser beschreibt zunächst die Methode seiner Untersuchung: er hat

die Knochen durch Einlegen in eine gesättigte Lösung von Pikrinsäure entkalkt, das Pikrin durch 96° Alkohol ausgewaschen; dann wurden die Präparate gefärbt mit Lithionkarmin, Alaunkarmin und Fuchsin, und danach geschnitten. Zur Färbung der einzelnen Schnitte der nicht gefärbten Stücke diente Hämatoxylin. Der Verfasser untersuchte die Extremitäten von Embryonen: Carnivora (Bär, Hund, Katze), Chiroptera (Vespertilio), Insectivora (Talpa, Erinaceus europaeus), Rodentia (Lepus cuniculus, Maus, Meerschweinchen), Artiodactyla (Schwein, Hyamoschus aquaticus, Hirsch, Schaf, Rind), Perissodactyla (Pferd), und zwar sowohl die hinteren wie die vorderen Gliedmassen. — Er beschreibt an der Hand der zahlreichen Abbildungen die einzelnen Schnitte sehr genau unter steter Berücksichtigung der Litteratur. — Allein eine zusammenfassende Darstellung, eine Übersicht über die eigentlichen thatsächlichen Ergebnisse fehlt — — ein Auszug lässt sich nicht geben. Man müsste die ganze Arbeit wörtlich übersetzen. Allein damit wäre hier in diesem Bericht auch nichts erreicht, denn ohne Abbildungen sind die Beschreibungen nicht verständlich. Zu meinem grossen Bedauern muss ich von einem Referat abstehen, denn es sind viel genaue neue Einzelbeobachtungen und Bemerkungen enthalten, die aber nicht aus dem Zusammenhange mit der allgemeinen Beschreibung herausgerissen werden können. —

73. J. J. Pantjuchow (Nr. 74) beschreibt das seltene Vorkommen von drei Fällen von *Pes varus* und zwei Fälle von Polydaktylie in einer und derselben Familie in Chuusach im Gebiet von Dagestan.

74. S. Stopnizky-Moskau bringt sehr interessante Mitteilungen über die Polydaktylie (Nr. 74). Er beschreibt der Reihe nach an der Hand der einschlägigen genau berücksichtigten Litteratur 1) die Fälle mit 6 Fingern und Zehen, 2) die mit 7 Fingern (Zehen) 3) die mit 8 Fingern (und Zehen), 4) die Fälle mit 9 Fingern (Zehen). Von letzteren hat Gruber-St. Petersburg 4 Fälle in der Litteratur aufgefunden — seit dieser Zusammenstellung sind keine weiteren Fälle bekannt geworden. 5) Fälle mit 10 Fingern (Zehen), sagt der Verfasser, sind nur zwei beobachtet worden (Saviarda und Gorré). 6) Fälle mit mehr als 9 Fingern (Zehen) sind bisher nicht beobachtet worden, wenn man von einem Fall mit 12 Fingern an jeder Hand und 12 Zehen an jedem Fuss bei Rueff absieht. (Jacob Rueff de conceptu et generatione hominis, 1554, pag. 45, Fig. 7). Gruber zweifelt mit Rücksicht auf die Abbildung an der Richtigkeit der Beobachtung. Der Verfasser schliesst sich mit Bonzelius und

Albrecht dieser Ansicht an, obgleich er keine Gelegenheit hatte, das Rueffsche Bild selbst zu sehen. Wenn der Verfasser das fragliche Bild bei Rueff gesehen hätte, würde er ohne Zweifel jenen Ausspruch nicht gethan haben, denn es liegt gar kein Grund vor, das Bild für unrichtig zu erklären. Um so weniger als Stopnizky selbst einen ähnlichen Fall (mit 11 Zehen) beobachtet und hier beschrieben hat.

In einem kleinen Ort des Gouv. Lublin traf er in einer armen jüdischen Familie ein Mädchen von 12 Jahren, dessen linker Fuss (Taf. III, Fig. 4) eine sehr auffallende Missbildung zeigte. Bei näherer Untersuchung erwies es sich, dass an der sehr stark verbreiterten Fusswurzel 11 Zehen sassen. Die Zehen waren in folgender Weise geordnet. Vom Fibularrand beginnend, liegen 4 regelmässig ausgebildete Zehen, denen sich der Reihe eine 5. kurze Zehe — statt der normalen grossen Zehe — anschliesst. Dann folgen 2 Zehen (die 6. und 7.), die beide gut entwickelt und miteinander durch einen Hautstrang verwachsen sind. Die genannten 7 Zehen liegen in einer und derselben horizontalen Ebene. Nun folgen aber die letzten 4 Zehen, welche nebeneinander liegend in ihrer Gesamtheit nach oben gekehrt sind, sodass dieser Abschnitt des Fusses mit dem zuerst beschriebenen einen stumpfen Winkel bildet. Von den 4 Zehen des zweiten Abschnittes sind 3 (8, 9 und 10) gut entwickelt, sie liegen parallel nebeneinander; die letzte dagegen (die 11.) ist verkürzt, scheinbar nicht gut entwickelt; sie liegt auch nicht parallel ihrem Nachbarn, sondern ist dorsalwärts flektiert. Der Fuss ist im Gebiet der Mittelfussknochen stark verbreitert und zeigt auf seiner dorsalen Fläche eine deutliche Vertiefung — die Stelle, an der die vier medialen Zehen wirklich nach oben gerichtet sind. Die Zahl der Tarsalknochen lässt sich durch Betasten nicht ermitteln. —

Alle Zehen — mit einziger Ausnahme der am meisten medial (tibial) gelegenen, sind vollständig frei beweglich, woraus man schliessen müsste, dass die zugehörigen Muskeln vollständig entwickelt sind.

Mit Hülfe der Röntgenstrahlen wurde folgendes festgestellt: Alle Zehen — ausgenommen die 5. und die 11. (von der lateralen Seite gezählt) haben drei Phalangen; alle, mit Ausnahme der 11. sind gelenkig mit den Metatarsalknochen verbunden. Die 11. Zehe hat keinen zugehörigen Metatarsalknochen, sondern ist seitlich mit dem Metatarsalknochen des Nachbarn (10. Zehe) vereinigt. In welcher Weise diese Vereinigung zustande kommt, lässt sich auf Grund der Roentgen-Untersuchungen nicht entscheiden. — Da eine aktive Beweglichkeit der 11. Zehe fehlt, dagegen eine passive Beweglichkeit möglich ist, so darf man schliessen, dass die Verbindung eine rein bindegewebige ist.

Metatarsal-Knochen sind neun vorhanden; die elfte Zehe hat, wie bereits erwähnt, keinen eigenen Metatarsalknochen; die dreigliedrige sechste und die zweigliedrige fünfte Zehe haben zusammen nur einen etwas verdickten Metatarsalknochen; — die Basal-Phalangen beider Zehen sind mit dem Köpfchen des fünften Metatarsale verbunden.

Jede der übrigen Zehen hat ihren eigenen gut ausgebildeten Mesatarsalknochen.

Die Zahl der Tarsalknochen ist auch vermehrt; man kann sieben Cuneiformia und ein Cuboid zählen. Die beiden ersten Mittelfussknochen (lateral beginnend) sind mit dem Cuboid gelenkig verbunden; die übrigen sieben Metatarsalia haben je ein besonderes Keilbein. Kahnbeine (*Ossa navicularia*) sind zwei zu erkennen, das laterale Naviculare ist mit vier, das mediale Naviculare ist mit drei Keilbeinen vereinigt. Beide Navicularia sind gelenkig verbunden mit dem Talus, dessen Köpfchen eine Furche zeigt, als sei dasselbe geteilt. Der Calcaneus ist nur einfach vorhanden.

Die Untersuchung des übrigen Skelets ergab nichts Abnormes — sowohl der rechte Fuss wie beide Hände waren vollkommen normal gebildet.

In betreff einer etwaigen Vererbung liess sich nichts ermitteln; die beiden Geschwister des Mädchens sind vollkommen normal gebildet.

Im weiteren Verlauf erörtert der Verf. sehr ausführlich die Theorien, welche in betreff der Erklärung der Polydaktylie zu verschiedenen Zeiten aufgestellt worden sind.

Er kommt zum Schluss zu der Ansicht, dass der von ihm beobachtete Fall sowohl der atavistischen Theorie Bardelebens wie der Rudimentstheorie Kollmanns direkt widerspricht; allein der Fall stimmt auch nicht mit der progressiven Theorie Albrechts, denn nach dieser Theorie dürften nicht mehr als zehn Zehen (Finger) vorkommen.

Zur Erklärung des betreffenden Falles ist nur verwendbar die mechanische Theorie Ahlfeld-Zanders. Der Verf. meint, die amniotischen Fäden hätten zu zwei verschiedenen Zeitpunkten gewirkt. Zunächst in einer sehr frühen Zeit — dadurch erfolgte eine Teilung der noch nicht differenzierten ursprünglich einheitlichen Fussanlage in zwei Anlagen; aus der einen Anlage entwickelte sich ein fünfzehiger, aus der anderen Anlage ein vierzehiger Fuss. Im späteren Stadium, als die Zehen sich schon bildeten, wirkten noch einmal amniotische Fäden ein, und zwar sowohl auf die fünfte Zehe (lateral beginnend), als auch auf die am meisten medial gelegene. Das Ergebnis war eine unvollständige Teilung jeder der beiden Zehen in zwei.

76. Tarnani (76) beschreibt die abnorm gebildeten Geschlechtsorgane zweier männlichen grünen Frösche (*Rana esculenta*). In dem einen Fall waren Hoden und Fettkörper ungleichmässig entwickelt, die Hoden lagen asymmetrisch: überdies waren die Müllerschen Gänge an dem Ostium tubae vorhanden. In dem anderen Fall handelte es sich um einen ausserordentlich stark entwickelten Fettkörper (*Corpus adiposum*).

77. Tarnani (Nr. 77) beschreibt ferner zwei missgebildete Enten. Bei einer Ente (*Anas penelope* L.) waren die beiden Blinddärme eine kurze Strecke hinter ihrem blinden Ende mit dem Dünndarm verwachsen. Die Verwachungsstelle lag etwa 2 cm oberhalb der Einmündungsstelle des Blinddarms in den Dickdarm. Au der Stelle, wo die drei Darmstücke des Dünndarms und der Blinddärme verwachsen waren, hatte sich eine kleine gemeinschaftliche Höhlung gebildet, von der aus drei Kanäle nach oben und drei Kanäle nach unten abgingen. Die drei Gänge der oberen Kanäle waren: in der Mitte der Dünndarm, seitlich die beiden kurzen blind endigenden Endstücke des Blinddarms; die drei unteren die Fortsetzung des Dünndarms und die beiden Blinddärme, die sich unten, wie gewöhnlich, zum Dickdarm vereinigten.

Bei einer anderen gewöhnlichen Ente war der Schnabel missgebildet: der Oberschnabel war 1,1 cm kürzer als der Unterschnabel, und gleichzeitig war der Oberschnabel zur Spitze hin sehr stark verjüngt und hakenartig umgebogen.

Beide Anomalien sind durch Abbildungen erläutert.

78. Karusin (Nr. 78) beschreibt einen seltenen Fall von angeborener Anomalie der Form und Lagerung der Leber bei einer erwachsenen Frau. Es handelte sich um die Leiche einer 37jährigen Frau, die an Tuberculosis pulmonum am 23. Dezember 1900 gestorben war. Die Leiche wurde mit Formalin injiziert, die Lage der Baucheingeweide wurde photographiert (cf. Fig. 1.) Die Leber war nicht horizontal, sondern longitudinal gelagert, ebenso der Magen; infolgedessen waren auch die anderen Eingeweide, die Milz und der Darmkanal, abnorm gelagert.

Die Leber nahm den grössten Teil der rechten Hälfte der Bauchhöhle ein; in die linke Hälfte ragte nur oben ein kleiner Teil des linken Randes des beträchtlich reduzierten linken Leberlappens hinein. Die Grenzen dieses Lappens waren: nach oben das Lig. falciforme (l. suspensorium); nach unten wurde der linke Lappen durch das Lig. teres vom

Lobus quadratus getrennt; eine tiefe Furche, die dem hinteren Abschnitt der normalen linken Leberfurche (Fossa ductus venosi) entsprach, die aber fast vertikal (longitudinal) lag, trennte den linken Lappen vom Lobus caudatus. Die Masse des hinteren Lappens waren annähernd 7—5—2 cm. Durch eine tiefe Längsfurche wurde die Oberfläche des linken Lappens geteilt — die Oberfläche erschien als Parallelogramm (Fig. 2). Entsprechend dieser Furche war an der unteren Fläche des linken Lappens ein dünner bindegewebiger Strang bemerkbar. Auf diese Weise wurde der mediale Abschnitt des linken Lappens durch Bindegewebe von dem Hauptabschnitt getrennt.

Die beiden Lappen (l. quadratus und l. caudatus Spigelii) waren in ihrer Lagerung ganz verändert, sie lagerten fast vertikal (longitudinal). Der Lobus quadratus wurde nach unten zu begrenzt durch die Gallenblase, die im Boden einer sehr tiefen Fossa vesicae felleae lag. Die Furche, welche den Lobus sinister und Lobus caudatus voneinander trennte, setzte sich nach hinten als eine tiefe und lange Furche fort bis an das untere (hintere) Ende des rechten Lappens. In dieser Furche lagen zwei Ductus hepatici, die Vena portae und drei Arterien.

Der rechte Leberlappen war ganz ausserordentlich vergrössert; im Vergleich damit erschien der oben beschriebene linke Lappen nur als unbedeutender Anhang. Der grösste Durchmesser war: Länge 27 cm, Breite 17, Dicke 10,5 cm. (Frerichs giebt als Mittelmaass der Leber bei tuberkulösen Frauen an: 18,5 cm, 14 cm und 5,5 cm.) Der untere Rand des rechten Lappens war nur etwa zweifingerbreit von der Spina ossis ilei ant. superior entfernt. Der zugespitzte Rand, der normalerweise nach unten gerichtet sein soll, war fast vertikal (longitudinal-sagittal) gestellt und etwa nur zweifingerbreit von der Mittellinie entfernt. Annähernd in der Mitte des Randes, dem Niveau des zweiten Bauchmuskels entsprechend, befand sich die Gallenblase.

Die Leber wog 4 Pfund 60 Sol. (1,89 Kilo). Nach Frerichs schwankt das Lebergewicht zwischen (0,82—2,1 Kilo) — Die mikroskopische Untersuchung lehrte, dass die Leber pathologisch entartet war. (Tuberculosis hepatis miliaris disseminata).

Der Magen lag in der rechten Seite der Bauchhöhle, war schwach spindelförmig und wenig gekrümmt; Curvatura major lag fast vertikal (sagittal), die Curvatura minor lag dem Lob. caudatus an. Der Magen war vergrössert, (Masse 13,5 + 10 + 4,5 cm.) Gewicht etwa 350 Gramm; am vorderen Rand lag eine kleine, etwa nussgrosse, accessorische Milz.

Das Colum transversum lag fast vertikal (sagittal) in der linken

Bauchhälfte. Der Dünndarm war normal gelagert, ebenso die Nieren — auch sonst waren keine Abnormitäten zu beobachten.

Was der Verf. aus der Litteratur in betreff des Vorkommens von anormalen Leberformen und in betreff der Bildungsgeschichte der Leber mitteilt, können wir übergehen. — Leider sind die Abbildungen (Fig. 1 und 2) nicht völlig genügend, sodass die Beschreibung keineswegs in allen Punkten ganz verständlich ist. — Auch die Erörterung der Ursachen der in Rede stehenden Anomalien muss beiseite gelassen werden.

79. D. Sernow (Zernoff) (Nr. 79) prüfte im Anschluss an einen Fall, den er selbst zu beobachten Gelegenheit hatte, die bisherigen Fälle von Schwanzbildung bei Menschen, sowie die daraus gezogenen Schlüsse. Er kommt zu dem Ergebnis, dass alle bisher beobachteten und beschriebenen „Menschenschwänze“ keine Analoga der Tierschwänze sondern pathologische Bildungen seien. Sernow bestätigt damit die kürzlich (1894) von M. Bartels ausgesprochene Ansicht: „Alle (Formen der Menschenschwänze) sind keine atavistische, sondern ganz echte pathologische Bildungen, d. h. ein Schwanz, in welchem eine die normale Zahl der Steissbeinwirbel überschreitende Anzahl von Wirbelknorpeln enthalten war, ist in unanfechtbarer Weise noch nicht beobachtet worden.“

M. Bartels ist Spezialist für Menschenschwänze; er hat bis zum Jahre 1884 eine Anzahl von 120 Fällen von Schwanzbildungen in der Litteratur gesammelt. — Sernow kritisiert nun die einzelnen, seither als neu bekannt gemachten Fälle, doch greift er dabei auf einen früheren Fall zurück. Der Fall Fleischmann-Gerlach betrifft einen Schwanz an der kleinen Schamlippe eines weiblichen Fötus von 3½ Monat. Gerlach hielt das Gebilde für einen echten teromorphen Schwanz; die Abbildung ist vielfach auch in andere Werke übergegangen, z. B. in Widersheims „Bau des Menschen.“ — Sernow dagegen kommt in Berücksichtigung dessen, dass unzweifelhafte Kennzeichen von Wirbel-elementen in jener Schwanzbildung fehlen, dass die Ursprungsstelle des Gebildes rechts und vor der Afteröffnung liegt, dass das Gebilde eng mit einer kleinen Schamlippe verbunden ist, zu dem Schluss, dass die Schwanzbildung im Fall Fleischmann-Gerlach am wahrscheinlichsten als ein amniotischer Faden aufzufassen ist, als das Resultat einer adhäsiven Entzündung zwischen Amnios und Haut, ein Strang, in welchem einige Bündel der hier gelegenen subcutanen Muskeln, des Sphincter ani externus und vielleicht des Sphincter cunni mit einbezogen wurden.

Der Hennig-Raubersche Fall (1886) betrifft ein ausgetragenes,

totgeborenes Mädchen mit einem asymmetrischen Kopf, missgestalteten Füßen, Atresia ani vestibularis u. s. w. und einer 27 mm starken Schwanzbildung. Rauber hatte auf Grund eingehender Untersuchungen die in dem Schwanz enthaltenen, zum Teil verknöcherten, zum Teil knorpeligen Gebilde für Wirbel erklärt, und zwar für überzählige (im Sinne von Fall) erklärt, und folgerte daraus, dass der verlängerte Anhang ein echter, mit Muskulatur, ja selbst mit einem Levator versehener Wirbelschwanz sei. — Sernow hält die von Rauber angegebenen Gründe nicht für überzeugend: die Grösse des Anhangs, die Anwesenheit verlängerter Wirbel lassen vermuten, dass die Ursache der Verlängerung der Wirbel — wie im ersten Fall — durch Zug an dem normalen Steissbeinhöcker infolge einer Verwachsung mit dem Amnion bedingt wurde.

Der Fall Lindner (1885) betrifft ein neugeborenes Mädchen mit einem schwanzförmigen Anhang der Wirbelsäule, in dem feste phalangenähnliche Gebilde vorhanden waren. Sernow meint, dass es auch hierbei sich handle um das Bestehen eines amniotischen Stranges an der Stelle des Steissbeinhöckers; die Anwesenheit von Cysten am Strange scheint insbesondere die pathologische Natur des Stranges zu bestätigen.

In gleicher Weise beurteilt Sernow den von Freund (1886) beschriebenen schwanzförmigen Anhang eines fünfmonatlichen Fötus. —

Weiter kritisiert Sernow die sog. weichen Schwänze, darunter den von Virchow (1880) veröffentlichten Fall, einen 7,5 cm langen Schwanzfortsatz, der einem achtwöchentlichen Knaben amputiert worden war. Virchow hat das Gebilde wohl für ein Äquivalent eines tierischen Schwanzes erklärt, aber nicht als einen tierischen Schwanz im strengen Sinne des Wortes. Sernow, der einen besonderen Wert auf die Stelle des Ausgangspunktes des Schwanzes legt, verwirft eine derartige Angabe, — Virchow hatte nur den amputierten Schwanz zur Untersuchung gehabt — und glaubt aus gewissen Zeichen schliessen zu müssen, dass der Anhang sich nicht am Ende des Steissbeins, sondern höher befand und also zur Kategorie der Pseudoschwänze zu rechnen sei.

Auch der andere Fall, den Virchow später (1884) beschrieben hat, wird in gleicher Weise von Sernow beurteilt. Ein Fötus hatte zwei schwanzförmige Anhänge, einen als Fortsetzung des seitlich geneigten Steissbeins in der Haut hinter der Analöffnung, einen anderen schwanzförmigen Anhang zwischen den Schulterblättern. Den „Schulter-schwanz“ betrachtete Virchow als den Überrest eines amniotischen Stranges, den „Steisschwanz“, weil derselbe keine Wirbel enthielt,

dagegen als einen unvollkommenen Schwanz (*Cauda imperfecta*), als Äquivalent eines Schwanzes.

Sernow sagt, wenn der obere Schwanz pathologisch ist, warum soll der untere Schwanz nicht auch pathologisch aufgefasst werden? Es ist die Annahme sehr natürlich, dass auch der untere Schwanzanhang das Produkt eines amniotischen Stranges sei.

Virchow hatte im Anschluss an den letztgenannten Fall betont, dass die sogenannten Menschenschwänze keineswegs alle gleich seien; es müssten drei verschiedene Kategorien aufgestellt werden: 1. die kompletten Schwänze, von denen freilich in neuerer Zeit nichts Rechtes konstatiert worden ist; 2. die weichen imperfekten oder inkompletten Schwänze; 3. die bloss schwanzähnlichen Hautanhänge, die eigentlich gar keine Schwänze sind (*Pseudoschwänze*).

His hatte bereits 1880 einen „Schwanzfaden“ — ohne Wirbelanlage — bei menschlichen Embryonen beschrieben und die Vermutung ausgesprochen, dass sich hieraus bei Menschen solche Schwänze entwickeln könnten, wie sie Virchow als „*Pseudoschwänze*“ gedeutet hat.

Auch Pjätnitzky (Moskau 1883), der einem 23 jährigen Menschen einen 7 cm langen Schwanzanhang amputierte, neigt auf Grund der Untersuchung zu der Ansicht, dass der weiche, nicht Wirbel enthaltende Schwanzanhang dem weichen wirbelfreien Ende des tierischen Schwanzes zu homologisieren sei. — Sernow meint übrigens, dass sowohl in dem Fall Pjätnitzky, als in dem von Dr. Jelissejew (St. Petersburg 1880) beschriebenen Fall (23 jährige Frau mit schwanzartigem Anhang am oberen Teile des Kreuzbeins) es sich nur um „*Pseudoschwänze*“ gehandelt habe. In beiden Fällen sass das betreffend schwanzartige Gebilde nicht am Ende der Wirbelsäule, nicht am Steissbein, sondern höher.

Auch der Fall Reinach, der von Bartels (1897) und Waldeyer (1896) genau untersucht und beschrieben worden ist, „schwanzartiger Anhang“ bei einem fünfwochentlichen Knaben — lässt keine andere Deutung zu. Die Lage des Anhangs, am oberen Ende der „*Crena ani*“, sowie die Zusammensetzung lassen nur die Annahme eines *Pseudoschwanzes* zu.

Dr. Knäsew hat ebenfalls bei einem dreiwöchentlichen Mädchen (1894) einen 1,5 cm langen Schwanzanhang beschrieben, der 3 cm oberhalb der Analöffnung, beträchtlich rechts von der Mittellinie, sass — also auch nur ein *Pseudoschwanz*.

Der von Sernow selbst beobachtete Fall betrifft einen 24 jährigen Klosterbruder, der in der Höhe des I. Sakralwirbels einen schwanz-

förmigen Anhang besass. Es war ein konischer 6 cm langer Fortsatz, der zur Seite gerichtet und leicht spiralig geringelt war — ein sog. Schweineschwanz (*Cauda suilla*). Der amputirte Fortsatz wurde von Sernow mikroskopisch untersucht; er bestand aus Haut und Fettgewebe, war also auch ein sog. Pseudoschwanz.

Sernow schliesst: Wenn wir die Thatssachen zusammenfassen, die durch die Untersuchungen der letzten 20 Jahre in der Frage nach der Möglichkeit der Entstehung eines teromorphen Schwanzes beim Menschen festgestellt sind, so müssen wir gestehen, dass diese — im Vergleich zu den früheren sorgfältigen und ausführlichen Untersuchungen — nichts Neues ergeben. Alle beschriebenen Fälle können nicht als unzweifelhafte Erscheinungen von Atavismus aufgefasst werden.

Alle schwanzförmigen Anhänge sind durch pathologische Prozesse hervorgerufen: es sind die Anhänge als Überreste amniotischer Fäden zu betrachten, die als Folgeerscheinungen einer adhäsiven Entzündung zwischen Haut und amniotischer Membran aufzufassen sind. Sernow macht dabei noch auf einen besonderen Umstand aufmerksam, der ihm bei seinem eigenen Patienten auffiel: die Anwesenheit einer *Spina bifida* unter der Basis des Anhanges. Er fand auch Hinweise eines Zusammenhanges zwischen der Entstehung des schwanzartigen Anhanges und mangelhafter Entwicklung der Wirbelbogen bei Wiedersheim (Bau des Menschen). Hier ist gesagt, dass die schwanzförmigen Anhänge pathologische Gebilde seien, die durch die Anwesenheit einer *Spina bifida* bedingt seien; worauf Wiedersheim diese Ansicht gründet, ist nicht mitgeteilt. Ein fernerer Hinweis auf die Existenz einer *Spina bifida* unter der Basis des schwanzförmigen Anhanges ist auch im zweiten Fall Virchows zu finden. In den übrigen Fällen von Pseudoschwänzen wie von weichen Schwänzen sind keine Angaben über den Zustand der Wirbelbogen mitgeteilt.

Die grosse Häufigkeit von Pseudoschwänzen in der Kreuzbein-gegend, besonders in den beiden unteren Wirbeln, wo eine *Spina bifida* eine äusserst häufige Erscheinung ist, legt den Gedanken an einen Zusammenhang zwischen den beiden Erscheinungen nahe.

Sollte Wiedersheim recht haben, indem er die Vermutung ausspricht, dass die Pseudoschwänze durch eine Spaltung der Wirbelbogen bedingt seien?

Schliesslich lenkt Sernow die Aufmerksamkeit auf den Umstand, dass alle Menschen, die das Unglück haben, „über eine so verführerische

Missbildung zu verfügen“, eine gedrückte Gemütsstimmung in Anlass ihrer Missbildung zeigen.

Es ist das die Folge der Auffassung der Missbildung als einer atavistischen Erscheinung: die Laien seien dazu gelangt, auf Grund der äusseren Form der Anhänge; die Männer der Wissenschaft seien dazu gelangt im Bestreben, beim Menschen ein Zeichen der Rückkehr zum tierischen Typus aufzufinden.

„Von seiten der Anatomen erscheint es inhuman, wenn sie, ohne feste Überzeugung, dass die schwanzförmigen Anhänge der Menschen teromorphe Bildungen sind, die Verirrung unaufgeklärter Leute unterhalten und dadurch den moralischen Druck verstärken, welcher auf den Subjekten lastet, die mit einer so kränkenden Missbildung versehen sind!“

Anhang. Zoologisches.

A. Allgemeines.

90. Schimkewitsch-St. Petersburg (Nr. 90) hat seine „biologischen Grundlagen der Zoologie“ in zweiter vermehrter Auflage herausgegeben. Der Verfasser will damit denjenigen Studierenden, die sich mit Zoologie beschäftigen wollen, einleitende Aufklärung und Belehrung zu teil werden lassen. Im Vergleich mit anderen — insbesondere nicht russischen — Handbüchern ist in dem vorliegenden Buch, entsprechend den heutigen Anforderungen, etwas mehr der Physiologie und Entwicklungsmechanik Rechnung getragen worden, als sonst üblich ist. Im Vergleich mit der ersten populär gehaltenen Ausgabe des Werkes hat diese zweite Auflage einen streng wissenschaftlichen Charakter. — Einen Auszug können wir nicht liefern, aber wir geben ein kurzes Inhaltsverzeichnis. Der Verfasser stellt zunächst den Begriff des Organismus fest (Kap. I, pag. 3—37), erörtert den Lebensbegriff, Stoffwechsel u. s. w., spricht dann von den Zellen und den einzelligen Tieren (Kap. II, pag. 37—80), in anatomischer wie physiologischer Hinsicht. Weiter beschreibt er die vielzelligen Tiere und ihre Zusammensetzung aus Geweben, den Ursprung der Organe (Kap. III, pag. 80—120). Dann folgt eine Auseinandersetzung der tierischen Typen (Kap. IV, pag. 120—125), eine Schilderung des Eies und der Samenfäden, der Befruchtung und der geschlechtlichen Vermehrung (Kap. V, pag. 226—272); eine Beschreibung der normalen Entwicklung (Kap. VI,

pag. 273—308) und eine Beschreibung der Entwicklung unter abnormen Bedingungen (Kap. VII, pag. 309—335; dann schliesslich eine Auseinandersetzung der geschlechtslosen Vermehrung (Kap. VIII, pag. 335 bis 358) und allendlich eine Besprechung der Transformation und der Erbllichkeit (Kap. IX, pag. 358—415).

Das Buch ist gut ausgestattet, sehr reichlich mit Illustrationen (240) versehen, es berücksichtigt auch die neueste Litteratur.

II. TEIL.

ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

I.

Über die Eireifung der Metazoen insbesondere
über die Rolle der Nucleolarsubstanz und die
Erscheinungen der Dotterbildung.

Von

W. Lubosch, Jena.

Inhalt.

	pag.
Litteratur	709
Einleitung: Morphologische und biologische Bedeutung des Eireifungsprozesses. — Allgemeine Erörterung der bestehenden Kontroversen	713
I. Kapitel: Referat über die neueren Untersuchungen (1872—1902)	718
1. Cölenteraten	718
2. Echinodermen	719
3. Vermes	720
4. Crustaceen	729
5. Arachnoiden, Myriopoden, Insekten	784
6. Mollusken und Tunicaten	747
7. Vertebrata	750
a) Amphioxus und Cyklostomen	750
b) Selachier, Teleostier, Lepidosiren	752
c) Amphibien	755
d) Sauropsiden und Säugetiere	763
II. Kapitel: Übersicht über die beobachteten Thatsachen	768
III. Kapitel: Theoretisches über die Eireifung	772

Litteratur.

1872. Eimer, Untersuchungen über die Eier der Reptilien. Archiv für mikroskop.
Anatomie. Bd. 8.

1874. Brandt, Über aktive Formveränderungen des Kernkörperchens. A. für mikr. Anat. Bd. 10.
- „ Flemming, Über die ersten Entwicklungserscheinungen am Ei der Teichmuschel. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 10.
1875. Derselbe, Entwicklungsgeschichte der Najaden. Sitzungsbericht der Wiener Akademie.
1877. v. Ihering, Zur Kenntnis der Eibildung bei den Muscheln. — Ztschr. wissenschaft. Zool. Bd. 29.
- 1881/82. Selenka, Über eine eigentümliche Art der Kernmetamorphose. Biolog. Centralblatt. Bd. 1.
1882. Iwakawa, The genesis of the egg in Triton-Quarterly Journal of microsc. sciences London.
1883. Balbiani, Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'œuf chez les Géophiles. — Zool. Anzeiger. Jahrg. 6.
1886. Beddard, Observations on the Ovarian ovum of Lepidosiren. — Proceedings of the Zoological Society of London.
- „ Platner, Zur Bildung der Geschlechtsprodukte bei den Pulmonaten. Archiv für mikr. Anat. Bd. 26.
- „ Stuhlmann, Die Reifung des Arthropodeneies. Berichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg. Bd. 1. Heft 5—12.
1888. Lukjanow, Über eine eigentümliche Kolbenform des Kernkörpers. A. f. mikr. Anat. Bd. 32.
- „ Loewenthal, Zur Kenntnis des Keimflecks im Urei einiger Säuger. Anatom. Anzeiger. Bd. III.
1889. Leydig, Beiträge zur Kenntnis des tierischen Eies im unbefruchteten Zustande. Zool. Jahrbuch III.
- „ Retzius, Zur Kenntnis vom Bau des Eierstockeies und des Graafschen Follikels Hygiea, Festband, Stockholm.
1890. Holl, Über die Reifung der Eizelle des Huhnes. Sitzungsber. der Wiener Akademie Math.-Naturw. Klasse. Bd. 99. Abt. 3.
1892. Häcker, Die Eibildung bei Cyklops und Canthocamptus. Zool. Jahrbücher. Abt. f. Anatomie. Bd. 5.
- „ Rückert, Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei den Selachiern. Anatomischer Anzeiger. Bd. 7.
- „ Lönnerberg, Kernstudien. Biologiska Föreningens Förhandlingar. Bd. 4. Nr. 11.
1893. Rückert, Über die Verdoppelung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies. Anat.-Anz. Bd. 8.
- „ Jordan, The habits and developments of the newt. Journal of Morphologie. Boston.
- „ Häcker, Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. A. f. m. Anatom. Bd. 41.
- „ Balbiani, Centrosome und Dotterkern. — Journal de l'anatomie et de la physiol. T. 29.
- „ Carrier, Contributions to the histology of the hedgehog. Journal of Anatomy and Physiology. Bd. 5.
- „ Holl, Über die Reifung der Eizelle bei Säugetieren. Abhdlg. d. Wiener Akademie Math.-naturw. Klasse. Abt. 3.
1894. Born, Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus. Arch. f. m. Anatom. Bd. 43.
- „ Rückert, Zur Eireifung bei Copepoden. Anatom. Hefte. Abt. 1. Heft 12.
- „ Stauffacher, Die Eibildung und Furchung von Cyclus cornea. Jen. Ztsch. N. 1. 21. Bd.

1894. van der Stricht, De l'origine de la figure achromatique de l'ovule en mitose chez le Thysanozoon Brochi. Verhandl. d. anatom. Gesellsch. in Strassburg.
1895. Häcker, Die Vorstadien der Eireifung. Arch. f. m. Anat. Bd. 45.
 - Herrik, Movements of the nucleolus through the action of gravity. Anat. Anz.
 - Korschelt, Über Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis. Ztsch. wiss. Zool. Bd. 60.
 - Mewes, Über eigentümliche mitotische Prozesse in jungen Ovocyten von Salamandra maculosa. Anat. Anz.
 - Preusse, Amitose in den Ovarien. — Ztschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 59.
 - Sobotta, Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. A. f. m. A. Bd. 45.
1896. R. Hertwig, Über die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies. Festschrift für Gegenbaur-Leipzig.
 - Grönroos, H., Zur Entwicklungsgeschichte des Erdsalamanders. I. Fortpflanzung, Ovarialei, Furchung, Blastula. Anat. Hefte Bd. 6.
1897. van Bambecke, Recherches sur l'ovocyte de Pholcus phalangoides. Archives de Biologie. T. XV.
 - Carnoy und Lebrun, La vesicule germinative et les globules proaires chez les Batraciens — La cellule Tom. XII.
 - Conklin, The relation of nuclei and cytoplasm in the intestinal cells of land Isopods. — Contributions from the Zoological Laboratory of University of Pennsylvania. Nr. VI.
 - v. Klinkowström, Beiträge zur Kenntnis der Eireifung und Befruchtung bei Protheceraeus vittatus. A. f. m. Anat. Bd. 48.
 - Lebedinsky, Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte der Nemertinen. A. f. m. Anat. Bd. 49.
 - Sobotta, Die Reifung und Befruchtung des Eies von Amphioxus lanceolatus. A. f. m. Anat. Bd. 50.
1898. De Bruyne, Sur l'intervention de la Phagocytose dans le développement des invertébrés. — Mémoires couronnés et mémoires de Savants étrangers publiés par l'académie royale des Sciences etc. . . . de Belgique. Tom. 56. Bruxelles.
 - Claypole, The embryology and ovogenesis of anurida maritima. Journal of Morphology. T. 14.
 - Cunningham, On the histology of the ovary and of the ovarian ova in certain Marine Fishes. — Quarterly Journal microsc. sciences. Vol. 40.
 - R. Hertwig, Über die Bedeutung der Nucleolen. Sitz. Ber. Ges. Morph. und Phys. München. Bd. 14.
 - Fulton, The ovaries and ovarian eggs of the angles or frog-fish and of the John dory. — Sixteenth annual Report of the Fishery Board for Scotland.
 - Lensen, Contribution à l'étude du développement et de la maturation des œufs chez l'Hydatina scuta.
 - Milroy, Th. H., The physical and chemical Changes taking place in the ova of certain marine Teleosteans during maturation. — Sixteenth annual report. etc. cf. Fulton.
 - Woltereck, Zur Bildung und Befruchtung des Ostracodeneies. — Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 64.
1899. Bancroft, Frank W., Ovogenesis in Distaplia occidentalis Ritter with remarks on other species. — Bulletin of the museum of Comparativ. Zoology Bd. 5.
 - Fick, Mitteilungen über die Eireifung bei Amphibien. Verhdlg. d. anat. Gesellsch. Tübingen.
 - Gross, A. Zur Kenntnis des Ovovitellins. — Diss. inaug. Strassburg.
 - Häcker, Praxis und Theorie der Zellen und Befruchtungslehre. Jena, Fischer.
 - Maas, Über Reifung und Befruchtung der Spongien. — Anat. Anz. Bd. 16.

1899. Obst, Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden. — Ztschr. wiss. Zool. Bd. 66.
- „ Strasser, Regeneration und Entwicklung. — Rektoratsrede. Bern.
1900. Bouin, Histogénèse de la glande femelle chez *Rana temporaria*. — Archives de Biologie. Tom. 17.
- „ Carnoy und Lebrun, La cytodierèse de l'œuf. La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La cellule. Tom. 17.
- „ Dean, The egg of the Hag-Fish. — Mem. of New-York academy of Sciences. Vol. II.
- „ v. Ebner, Über das Verhalten der Zona pellucida zum Ei. Anat. Anz. Bd. 18.
- „ Gathy, Contributions à l'Étude du développement de l'œuf et de la fécondation chez les annélides. — La cellule Tom 17.
- „ Holmgren, Von den Ovocyten der Katze. — Anat. Anz. Bd. 18.
- „ Loyez, Sur la constitution du follicule ovarien des Reptiles — Comptes rendus de l'académie des Sciences de Paris. — Tom 180.
- „ Paulcke, Über die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin. — Zool. Jahrb. Abt. für Anatomie. Bd. 14.
- „ Rabes, Zur Kenntnis der Eibildung bei *Rhizotrogus solstitialis*. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 67.
- „ Schokaert, Nouvelles recherches sur la maturation de l'ovocyte de première ordre du Thysanozoon Brochii. Anat. Anz. Bd. 18.
- „ Winiwarter, Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des mammifères (Lapin et homme). — Archives de Biologie. T. 17.
1901. v. Ebner, Über Eiweisskrystalle in den Eiern des Rehes. — Anz. der Wiener Akademie. — Math.-naturw. Klasse. H. 1.
- „ Giardina, Origine dell'ovocyte e delle cellule nutrice nel *Dytiscus*. — Intern. Monatschrift f. Anat. u. Phys. Bd. 18.
- „ Halkin, Recherches sur la maturation, la fécondation et le développement du *Polystomum integerrimum*. — Archives de Biologie. Tom. XVIII.
- „ Hofmeister, Die chemische Organisation der Zelle. — Ein Vortrag. Braunschweig. Vieweg u. Sohn.
- „ Janssens, La spermatogénèse chez les Tritons. — La cellule Tom 19. Fasc. 1.
- „ King, Helen. Dean. The maturation and fertilisation of the egg of *Bufo lentiginosus*. Journal of Morphology. Vol. XVII.
- „ Kohlbrugge, J. H. F., Die Entwicklung des Eies vom Primordialstadium bis zur Befruchtung. Arch. f. mik. Anatomie. Bd. 58.
- „ Lécaillon, Recherches sur l'ovaire des Collembolés. Archives d'anatomie microscopique. Bd. 4.
- „ Lubosch, Einige Mitteilungen über Vorkommen, Fang und Zucht der Neuaugen. — Ztschr. für Fischerei. 9. Jahrgang.
1902. Giardina, Sui primi stadii dell' oogenesi e principalmente sulle fasi di sinapsi. — Anat. Anz. Bd. 21. Heft 10/11.
- „ Goldschmidt, Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei *Polystomum integerrimum*. — Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 71. Hef. 3.
- „ R. Hertwig, Die Protozoen und die Zelltheorie. Archiv für Protistenkunde. Heft 1.
- „ Janssens, Die Spermatogenese bei den Tritonen nebst einigen Bemerkungen über die Analogie zwischen chemischer und physikal. Thätigkeit der Zelle. — Anat. Anz. Bd. 21. Heft 5.
- „ Lange, Über den Bau und die Funktion der Speicheldrüsen bei den Gastropoden. — Anatom. Hefte. Arbeiten aus anat. Instituten Heft 61. (Bd. 19. Heft 1.)

1902. Launay. *Dès phénomènes nucléaires dans la sécrétion.* Compt. rendus. Soc. Biol. Paris. T. 54. Nr. 7.
- Lubosch, Über die Nucleolarsubstanz des reifenden Tritoneneies nebst Betrachtungen über das Wesen der Eireifung. Jen. Ztschr. N. F. Bd. 30.
 - Schaper, Beiträge zur Analyse des tierischen Wachstums. — Archiv für Entwicklungsmechanik. Bd. 14. Heft 3 u. 4.
 - Stéphan, 'Sur quelques points relatifs à l'évolution de la vesicule germinative des Téléostéens. — Archives d'anat. microsc. T. V. H. 1.
 - van der Stricht, Le noyau vitellin de Balbiani et les pseudochromosomes chez les oiseaux. Verhdlg. d. anatom. Gesellsch. auf der 16. Versamml. Halle.
 - Tribondeau, Note sur les phénomènes histologiques de la sécrétion de l'urine dans les cellules des tubes contournées du rein chez les serpents. Compt. rend. Soc. biol. Paris. T. 54. H. 4.
 - Toenniges, Beiträge zur Spermatogenese und Ovogenese der Myriopoden. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 71.

Einleitung.

Morphologische und biologische Bedeutung der Eireifung. — Allgemeine Erörterung der bestehenden Kontroversen.

Als Eireifung wurde durch den allgemeinen Sprachgebrauch bisher derjenige Vorgang bezeichnet, durch den die Bildung und Austossung der Richtungskörper stattfindet. In diesem Sinne ist meist der Titel von Abhandlungen über Eireifung gefasst, in diesem Sinne haben auch Sobotta und Häcker hier in den Ergebnissen vor einigen Jahren ihre Referate über Eireifung begrenzt. Eine andere und, wie sich neuerdings zeigt, ganz ausserordentlich verwickelte Reihe von Vorgängen läuft nun aber an den Eiern der Metazoen in jener Periode ab, die zwischen die letzte Teilung der Urgeschlechtszellen und die eingangs erwähnten Reifungserscheinungen eingeschaltet ist. Diese Periode erstreckt sich oft über sehr lange Zeiträume hin, während gerade im Gegenteil die Bildung der Richtungskörper sich meist in ganz kurzer Frist vollzieht. Wenn Häcker die Erscheinungen jener Periode als „Vorstadien der Eireifung“ bezeichnet, so kommt der bedeutungsvolle Wert, den sie gerade durch ihre Dauer den sogenannten Reifungserscheinungen gegenüber besitzen, dadurch schlecht zum Ausdruck. Es wird vielmehr richtiger sein, gerade die Periode des Wachstums der Eizelle als Eireifung, die Bildung und Austossung der Richtungskörper hingegen als Endstadien der Eireifung zu bezeichnen.

Meine zusammenfassende Darstellung wird diese Endstadien nicht mit berücksichtigen; sie soll ihre Begrenzung bei dem Zustande des Keimbläschens finden, der der Bildung der Spindel, der Chromosomen etc. vorhergeht. Die untere Grenze der Eireifungsperiode wird durch die letzte mitotische Teilung der Oogonien gebildet, durch die der Ovocyt entsteht. Nur gelegentlich — bei den Insekten — bietet auch die Differenzierungsperiode Erscheinungen dar, die unser lebhaftes Interesse erwecken, sodass in diesen Fällen die untere Grenze der hier zu behandelnden Periode überschritten werden muss.

Die Periode, die wir solchergestalt begrenzt hier zu betrachten unternehmen wollen, stellt sich uns von vornherein als höchst bedeutsam heraus. Allein schon der Umstand, dass eine einzelne Zelle unter Aufspeicherung mächtiger Dottermassen zu oft gewaltiger Grösse heranwächst, ohne sich zu teilen, ist ein auffälliges Phänomen, mit dem irgendwie die seltsamen morphologischen Erscheinungen zusammenhängen müssen, die wir während dieser Zeit im Keimbläschen des Eies sich abspielen sehen.

Man hatte in früheren Jahrzehnten diesen Dingen weniger Aufmerksamkeit gewidmet, zum Teil, weil die „Endstadien“ weit wichtiger erschienen, zum Teil sicherlich auch, weil sie schwierig zu beobachten und überhaupt mit den Hilfsmitteln der Technik damals nicht deutlich darzustellen waren. Gleichwohl sind einige Beobachtungen über seltsame Chromatinstrukturen im Keimbläschen reifender Eier bereits in älteren Zeiten gemacht worden, so z. B. von Flemming, Fick und Holl u. a. in den siebziger und achtziger Jahren, die indes erst viel später in ihrem Wesen richtig verstanden werden konnten. Im Jahre 1892 und 1894 erschienen zwei Arbeiten von Rückert (92) und Born (94), die zum erstenmal die Veränderungen des Chromatingerüsts der reifenden Eizellen darstellten. Beide Forscher kamen in der Hauptsache zu denselben Ergebnissen. Sie konnten zeigen, dass im Keimbläschen des *Pristiuruseies* und des *Tritoneneies* das durch die letzte Teilung entstandene Spirem nicht in den Ruhezustand zurückkehrt, sondern vielmehr in einen Zustand immer feinerer Verteilung übergeht. Durch ein Stadium, in dem die chromatische Substanz in allerfeinster Verteilung im Keimblättchen enthalten ist hindurch, kommt es sodann zu abermaliger Verdichtung. Diese indes erfolgt nun in Form seltsamer Fäden, die Rückert mit einer Art von Bürsten verglichen und Born als Chromatinfadenstränge bezeichnet hat. Diese Figuren ziehen sich auf einen immer kleineren Raum im Inneren des Keimbläschens zusammen, das gleichzeitig zum animalen Pol des Eies aufsteigt. Unter immer stärkerer

Konzentrierung entstehen aus den Fäden dann schliesslich die Chromosomen der Richtungsspindel.

Die Bedeutung dieses Prozesses blieb dunkel, ganz abgesehen davon, dass beide Forscher in der Interpretation gewisser Phasen zu voneinander abweichenden Auffassungen gelangten, was später ausführlicher besprochen werden soll. Gleichwohl konnten die neuen Thatsachen sehr wohl im Rahmen der allgemeinen biologischen Anschauungen enthalten bleiben. So war die Darstellung von Born ein Hinweis darauf, dass während der gesamten Eireifung die Kontinuität des Chromatins in morphologischem Sinne gewahrt bleibe; Rückert konnte sogar seine Ergebnisse als eine Stütze für die Konstanz und Identität der Chromosomen betrachten.

Das änderte sich, als im Jahre 1897 die Abhandlungen von Carnoy und Lebrun in der Zeitschrift *la Cellule* erschienen, die auf Grund zehnjähriger Untersuchungen an Eiern der Urodelen die Bornschen und Rückertschen Untersuchungen für falsch erklärten. Das Wesentliche in den Ergebnissen der belgischen Forscher war, dass das letzte Spirem in keiner Weise erhalten bleibe, sondern sich in eine Anzahl Chromatinballen in mannigfacher Art umlagert. Diese Chromatinballen erscheinen während gewisser Ruhepausen ihres kurzen Lebens als Nucleolen, bleiben aber nicht in dieser Form, sondern entwickeln aus sich selbst neue fädige Elemente, die nach abermaligem Zerfall Nucleolen dritter Ordnung liefern. So setzt sich nach Carnoy und Lebrun der Prozess fort, bis sich nach Entwicklung mehrerer Nucleolengeschlechter eine bestimmte Anzahl dieser Körper zu Chromosomen umbildet, während der Rest im Cytoplasma zu Grunde geht. Eine wenn auch nur hypothetische Erklärung dieser seltsamen Vorgänge in ihrer Gesamtheit konnten die Autoren nicht geben. Einzelne Momente interpretierten sie indes, so die Lage der Nucleolen an der Peripherie des Keimbläschens dadurch, dass sie von aussen Stoffe aufnahmen und so zu Nucleolinelaboratorien würden; ferner den Untergang von Nucleolen im Kerninneren durch die Annahme, dass Umsetzungsprodukte der Nucleinsäure ins Cytoplasma diffundierten und hier zur Bildung von Vitellin beitragen.

In Konsequenz ihrer Beobachtungen erklärten sie nun die früheren Beobachtungen für lückenhaft, für spezielle Fälle, denen die nötigen Verbindungen mit der grossen Masse von Thatsachen fehlten, zu denen sie gehörten; zum Teil wurden sogar Angaben (z. B. die von Rückert) geradezu für Einbildungen unter dem Zwange vorgefasster Meinungen erklärt. Der Schluss, zu dem Carnoy und Lebrun gelangten,

war der, dass es keine Kontinuität des Chromatins während der Eireifung gäbe, geschweige denn eine Konstanz und Identität der Chromosomenzahl. Mithin mussten sämtliche Lehren, die sich auf jenen Annahmen aufbauten, die von Hertwig und vor allem die von Weismann, als unhaltbar bezeichnet werden, sodass Carnoy durch seine Untersuchung allerdings die Fundamente unserer heutigen biologischen Anschauungen erschüttert zu haben wähnen durfte.

Nun konnte auf die Dauer nicht verborgen bleiben, dass Erscheinungen, wie sie von Carnoy und Lebrun geschildert worden waren, thatsächlich im Keimbläschen reifender Eier vorkämen. Zunächst bestätigte Fick (99) dies. Ganz unabhängig davon hatten Cunningham (98) und Fulton (98) für Knochenfische die Entstehung von Chromosomen aus Nucleolen beschrieben. Für Wirbellose lag manche seltsame Angabe vor. Im Jahre 1900 schlossen Carnoy und Lebrun ihren früheren Arbeiten die über Anuren an (*Alytes*, *Bufo*, *Rana*), die mit geringen Abweichungen zu demselben Resultate kam. Lubosch (02) endlich konnte gleichfalls bei Tritonen die eigentümlichen Umformungen der Nucleolarsubstanz feststellen; es war ihm möglich, durch verschiedene Behandlung der Eier Abweichungen zu erzielen, die zum Teil eine Erklärung dafür geben konnten, warum Born früher manche Einzelheit der feineren Vorgänge an den Nucleolen entgangen war. Wir müssen demnach Carnoys Verdienst in dem Nachweis erblicken, dass die Eireifung keineswegs ein so einfacher Vorgang ist, wie er selbst nach den schon recht komplizierten Formenreihen früherer Beschreibungen immer noch erscheinen konnte.

Anders aber ist es mit den tendenziösen Schlüssen der belgischen Autoren bestellt; diese lassen manchen ernsten Einwand zu, der an geeigneter Stelle später erhoben werden wird. Auch Carnoy und Lebrun sind — man kann ihnen den von ihnen gegen Rückert erhobenen Vorwurf wohl zurückgeben — bei Abfassung ihrer Arbeiten „imbu d'une idée“ gewesen¹⁾.

Zwischen den soeben in grossen Zügen geschilderten Vorgängen im Keimbläschen und den oben kurz erwähnten, grob wahrnehmbaren Wachstumserscheinungen des ganzen Eies, muss natürlich irgend ein Zusammenhang bestehen und gerade dieser rätselhafte Zusammenhang macht die Periode der Eireifung für die Forschung so wichtig. Indes

¹⁾ Vgl. auch pag. 183 bei Carnoy: Born und Rückert „ont pris pour guide une idée préconçue“.

glaube ich, weil sich hier die einzige Gelegenheit bietet, darauf einzugehen, darauf hinweisen zu müssen, dass diese Periode noch in anderer Hinsicht bedeutungsvoll ist, was ich in keiner der bisher erschienenen Untersuchungen betont gefunden habe: bedeutungsvoll nämlich wegen der Beziehungen, die sie für die Erbllichkeit von Eigenschaften haben muss.

Die Vererbung erworbener Eigenschaften wird oft aus dem Grunde zurückgewiesen, weil die Möglichkeit der Übertragung somatischer Veränderungen auf die Keimzellen geleugnet wird. Wer indes die Vererbung erworbener Eigenschaften gelten lässt, sieht sich genötigt, zuzugeben, dass der Mechanismus diese Übertragung sich unserem Vorstellungsvermögen entzieht. Da ist es nun von Interesse, dass wenn überhaupt eine solche Übertragung stattfindet, es nur während der Periode der Eireifung der Fall sein kann. Cunningham (98) hat ganz unabhängig von Carnoy erklärt: „Wenn die Chromosomen grosse physiologische Bedeutung haben, deshalb weil sie das Leben der Zellen beeinflussen, so müssen sie auch an den grossen Umwandlungen der Zelle teilnehmen“ (pag. 143). — Aber sehen wir selbst von dieser Vererbungsfrage ab und überblicken die Eizellen verschiedener Klassen, Ordnungen, Familien, Individuen: woher die individuellen Variationen? Woher die Differenzierung der Arteigenschaften bei morphologisch doch völlig gleichen Zellen? Wenn durch Keimesvariationen hervorgerufen, so ist wiederum nur das Keimbläschen reifender Geschlechtszellen die Stätte, in der diese Vorgänge sich abspielen können. Dass die bis heute während der Ovogenese beobachteten Erscheinungen zum Teil auch mit solchen Vorgängen zusammenhängen müssen, ist in hohem Grade wahrscheinlich.

Ich habe einleitend versucht, die grosse biologische Bedeutung der Eireifungsperiode zu schildern, um den Versuch zu rechtfertigen, zusammenfassend darzustellen, was die Forschungen der letzten 8 Jahre uns in dieser Frage gelehrt haben. Es dürfte nur noch nötig sein, über die Anlage des gesamten Berichtes Einiges vor auszuschicken. Er gliedert sich in drei Hauptabschnitte: der erste von ihnen, der bei weitem umfangreichste und wichtigste, enthält das eigentliche Referat, dessen Material nach systematischen Gesichtspunkten geordnet ist. Bequemer für die Beziehungen der einzelnen Arbeiten untereinander wäre die

chronologische Anordnung gewesen, indessen glaube ich, dass die Schwierigkeit und zum Teil auch Weitläufigkeit der systematischen Darstellungsweise durch den grossen sachlichen Vorteil ausgeglichen wird, hierdurch zugleich das Material für eine phylogenetische Behandlung der Frage in Ordnung zu haben.

Im zweiten Kapitel werden die Ergebnisse des ersten Abschnittes zusammenfassend dargestellt werden; im dritten Kapitel will ich versuchen, aus dem gesamten vorliegenden Material zu entwickeln, was über das Wesen der Eireifung etwa heute gesichert ist.

Erstes Kapitel.

Referat über die neuesten Untersuchungen.

Ich beginne diesen Bericht mit der einzigen Arbeit, die mit neueren Methoden hergestellt, über einen Eireifungsvorgang bei den

Cölenteraten

handelt. Es ist dies die von Maas (99) über das Ei der Spongie Sy-candra. Maas konnte hier die Entwicklung des Eies von seiner Entstehung bis zur Befruchtung verfolgen. Hiernach entsteht das Ei aus amöboiden Wanderzellen, die zwischen der Dorsal- und Gastralschicht zur Festsetzung gelangen. Maas unterscheidet eine Wachstums- und eine Reifungsperiode.

Die Wachstumsperiode ist durch die Veränderungen des Zelleibes ausgezeichnet. Er behält seine amöboiden Fortsätze zwar noch eine Zeit lang bei, doch verschwinden sie allmählich, und die Peripherie rundet sich ab. Während die Zelle „durch Aufnahme und Umarbeitung von anderem Zellmaterial“¹⁾ sich in die dann vergrösserte Eizelle umwandelt, verändert sich auch der Kern. „Das chromatische Material erscheint als ein äusserst zartes und kompliziertes Gerüstwerk, das sich bei stärkerer Vergrösserung immer mehr auflöst“.

Indes wird das Verschwinden nur durch allerfeinste Verteilung vorge-täuscht; vorhanden und in dieser feinsten Verteilung nachweisbar bleibt es stets und weist in seiner Färbung deutlichen Gegensatz gegen den einzigen Nucleolus auf.

Mit eintretender Konzentrierung des Chromatins beginnt die Reifungsperiode. Das Keimbläschen schreitet in seinem Wachstum während des Wachstums der Eizelle nun nicht mehr weiter vorwärts

¹⁾ Im Original nicht gesperrt.

Es wird zunächst relativ, dann auch absolut kleiner. Die chromatische Substanz wird wieder stärker färbbar; verbunden damit ist eine Individualisierung der chromatischen Elemente. Kurz vor der Entstehung der Spindel kommt es im Kerne zur Bildung von Nucleolen von wechselnder Zahl und Grösse.

Echinodermen.

Auch über Zustände unreifer Eier der Echinodermen sind nur wenig Angaben in der neueren Litteratur vorhanden. Die jüngsten stammen von Hartmann (02) über *Asterias glacialis* und sind unter R. Hertwig entstanden. Dieser selbst (96) hat das unreife Seeigelei in der Festschrift für Gegenbaur gelegentlich anderer Mitteilungen kurz beschrieben. Reifende Seeigeleier besitzen danach periphere Nucleolen („echte“) die sich mit gewöhnlichen Kernfärbungsmitteln nicht färben. Es treten dann erst später individuelle Chromosomen auf (pag. 25—32), die sich typisch färben. In demselben Masse schwinden die Nucleolen. „Keinesfalls treten sie nach aussen“ (pag. 27).

In betreff der Chromosomen erklärt Hertwig sich für die Annahme (Born, Rückert), dass sie zwar individuell schon vorher vorhanden, jedoch wegen allzu feiner Verteilung eine Zeit lang nicht nachweisbar seien (pag. 27 und 28). Nur in Bezug auf die Chromosomen vermag Hertwig die Bedeutung der Nucleolen zu erfassen (29/30). Da die Chromosomen schon vorher existieren, da sie an Masse beträchtlicher als die Nucleolen seien, und da auch ihre Färbung anders sich zeige, so können sie nicht völlig ihren Ursprung den verschwindenden Nucleolen verdanken, vielmehr nehmen sie nur Material auf, das die Nucleolen ihnen beisteuern. Diese Annahme spricht Hertwig in seinen allgemeinen cytologischen Erörterungen (02) deutlicher insofern aus, als er der Ansicht ist, es bestehe chromatische Substanz auch im Cytoplasma, allerdings nur chemisch gebunden und nicht, wie im Kern, organisiert. Dieses cytoplasmatische Chromatin sei es, das in den Kern aufgenommen, zur Ergänzung und Vermehrung des im Kern bereits Befindlichen diene; indes werde es umgeformt, überhaupt erst geformt, organisiert durch die Thätigkeit der achromatischen Kernbestandteile, deren wichtigste die — sog. echten oder plasmatischen — Nucleolen seien.

Hiernach würden sich für das Ei des Seeigels die Verhältnisse so darstellen: Ursprünglich vorhandene Chromosomen verteilen sich ausserordentlich fein. Plasmatische Nucleolen beladen sich mit chro-

matischer Substanz. Eintretende Konzentrierung der Chromosomen, denen von den Nucleolen neue Substanz in organisierter Form zugeführt wird. (Vf. [02]) vergleicht das unter gewissen Einflüssen stehende Wachstum der Chromosomen mit dem Wachstum der Krystalle). Der Rest der Nucleolen muss im Kern selbst morphologisch zu Grunde gehen. (Fraglich bleibt, wie die Produkte chemisch sich weiter verhalten).

Sehr interessant sind weiterhin die Befunde von Hartmann (02). Hier, im reifen Keimbläschen von *Asterias glacialis* befindet sich sämtliche chromatische Substanz in einem grossen Nucleolus. Dieser besitzt einen achromatischen [Paranuclein- oder Plastin-¹⁾] Bestandteil und eine diesem angelagerte Chromatinkalotte. Unter abnormen Verhältnissen, wenn das Ei zu lange im Ovarium zurückgehalten wird, sondern sich Chromatinkörnchen von dem Nucleolus ab und verbreiten sich im Keimbläschen. Auch hier wird jedes dieser Chromatinkörnchen von einem achromatischen Substrat getragen¹⁾. Während der Bildung der Spindel wandern die zu deren Chromosomen werdenden Chromatinteilchen successive aus dem Nucleolus aus in die Spindel hinein.

Vermes.

Beträchtlich zahlreicher sind bereits hier neuere Arbeiten vorhanden.

Von Plattwürmern wurden $\left\{ \begin{array}{l} \text{Trematoden und} \\ \text{Turbellarien} \end{array} \right.$
untersucht, von

Anneliden beide Ordnungen der $\left\{ \begin{array}{l} \text{Hirudineen und} \\ \text{Chätopoden.} \end{array} \right.$

Weniger ausführlich und nur mit ungenügenden Angaben sind die
Nemathelminthen und
Rotatorien

vertreten.

a) Plattwürmer.

1. Trematoden.

Zweimal in jüngster Zeit ist hier das den Polystomaceen gehörige *Polystomum integerrimum* Gegenstand der Untersuchung geworden. Die Arbeit von Halkin (01) befasst sich mehr mit den Endstadien der Eireifung und geht auf das unreife Ei selbst nur unvollkommen ein.

¹⁾ Diese achromatische Substanz bezeichnet R. Hertwig (02) als Nucleolar-substanz. Sie ist, soweit ich sehen kann, nicht absolut identisch mit dem Plastin Carnoys, das vielmehr gleich Nucleolarsubstanz + Linin wäre. cf. am Schluss von Kap. III.

Auf Taf. X Fig. 2 bildet Verfasser ein reifes Ei ab, in dessen Keimbläschen ein mächtiger Nucleolus mit Vakuolen gelegen ist, das Karyoplasma selbst ist hell, nur von einem kaum sichtbaren Gerüst erfüllt. An der Peripherie liegen einige Chromatinkörnchen.

Wenn auch mit dem eigentlichen Thema nicht direkt in Beziehung stehend, sei hier der höchst merkwürdigen Veränderungen gedacht, die sich während der Befruchtung bei der Bildung der Vorkerne abspielen.

Nachdem die Polstrahlungen sich gebildet haben, löst sich der Kern auf, der Nucleolus geht zu Grunde. Es folgt die Bildung des ersten und des zweiten Richtungskörperchens. Die dann zurückbleibenden Chromosomen des weiblichen Vorkernes erscheinen nun in höchst seltener Form (Taf. XI Fig. 17—20). Es sind helle Bläschen, in deren Innerm dunkle, von Halkin als Nucleolen bezeichnete Körper liegen. Allmählich tritt in diesen Bläschen dann wieder fädiges Chromatin auf, das sich dann zu den Chromosomen der ersten Furchungsfigur ordnet (während die hellen Höfe und Nucleolen verschwinden, was Halkin abbildet, aber nicht erläutert).

Dasselbe Objekt, *Polystomum integerrimum* ist unabhängig von Halkin und ziemlich gleichzeitig damit von Goldschmidt (02) im Bütschlichen Laboratorium untersucht worden. Leider ist auch hier die eigentliche Ovogenese nicht berücksichtigt worden, und selbst die Abbildungen der Endstadien sind so schematisch gehalten, dass sie an die älteste Färb- und Reproduktionstechnik gemahnen, namentlich mit den entsprechenden Abbildungen von Halkin nicht zu vergleichen sind. Hingegen scheint in den folgenden Stadien Goldschmidt beträchtlich weitergekommen zu sein und sogar einen Irrtum bei Halkin aufgedeckt zu haben. Nach Goldschmidt erfolgt nämlich bereits die Bildung des ersten Richtungskörpers nicht so glatt, wie es Halkin geschildert hat. Es löst sich der Kern auf, der Nucleolus geht nicht unter, sondern teilt sich in eine Reihe einzelner Kugeln, deren jede von einer schwach gefärbten Masse umgeben ist. Diese Gebilde bezeichnet Goldschmidt als Karyomeriten. Die Karyomeriten formen sich bald zu bandartigen Streifen, die nun wie ein Spirem (Fig. 8) den Zelleib durchziehen, jedes einzelne Band im Inneren ein Bruchstück des ursprünglichen Nucleolus tragend. Jetzt erfolgt an der Peripherie der Bänder die Differenzierung feiner chromatischen Fäden, die allmählich auf Kosten der sich verkleinernden Nucleolen und Karyosoms-substanzen heranwachsen um dann die Chromosomen der ersten Richtungsspindel zu bilden. Dasselbe wiederholt sich bei dem zweiten Richtungskörper und bei der Bildung der Furchungschromosomen aus den

beiden Vorkernen. Was also Halkin nur für die Vorkerne geschildert hat, findet Goldschmidt bei allen vorhergehenden Umlagerungen. Seine Ansicht (pag. 439) hat viel Wahrscheinlichkeit für sich, dass Halkin nur irrtümlich seine Fig. 21—23 als Furchungsstadien bezeichnet habe, während sie in Wirklichkeit ebensogut als Bilder gedeutet werden könnten, die der ersten Richtungsteilung vorhergehen.

In der Interpretation dieser Vorgänge können wir wohl Goldschmidt folgen, der ausführt, dass die Nucleolen hier zu Zeiten die gesamte chromatische Masse in sich schliessen, um sie dann wieder neu zu Chromosomen zu formen. Diese wichtige Tatsache muss zum Verständnis der auch während der Eireifung selbst beobachteten von mir oben bereits geschilderten oder im weiteren Verlaufe zu berichtenden Umlagerungen wohl beachtet werden. Es folgt aber weiter, dass während der eigentlichen Eireifung die Chromosomen bereits natürlich in den Nucleolus übergeführt worden sein müssen und gerade dieser Prozess, der von Halkin und Goldschmidt nicht untersucht worden ist, hätte wohl des Interessanten viel geboten.

Es liegt demnach bei *Polystomum* ein Anschluss an das reife Keimbläschen von *Asterias glacialis* vor; eine bedeutsame Abweichung würde darin liegen, dass hier die Differenzierung des Chromatins aus der Nucleolarsubstanz erst beträchtlich viel später erfolgt, was zugleich beweist, dass es eine Art Kontinuität der Nucleolarsubstanz geben kann, die die Kontinuität der Chromosomen ersetzt, ja ihr gleichwertig ist. Die Beobachtungen an *Polystomum* sind geradezu der sichtbare Beweis einer Hypothese Giardinas, die gelegentlich der Insekteneier ihre Erwähnung finden wird. (Vgl. unten pag. 744).

2. Turbellarien.

Eine recht auffällige Beobachtung hatte Selenka (81) bei dem unreifen Ei von *Thysanozoon Diesingii* gemacht, die ich, obwohl sie 20 Jahre alt ist, ihrer theoretischen Bedeutung halber anzuführen habe. Hier bildet sich eine völlige Teilungsfigur mit Centrankörper, Chromosomen und Spindel aus, die indes nicht zur Richtungskörperbildung führt, sondern nur zur Längsteilung der chromatischen Elemente, worauf sich alles wieder zu einem ruhenden Kern zurückbildet. Erst nach der Ablage tritt dann die typische Bildung des ersten Richtungskörpers ein. Es handelt sich hierbei also um eine noch in die Wachstumsperiode des Eies fallende unvollständige, unterdrückte Teilung.

Allerdings konnte van der Stricht (94) dies nicht bestätigen, denn seinerseits fand er das abgelegte Ei nicht im Ruhestadium, sondern im Stadium der ersten Reifungsteilung, sodass er annimmt, es führe jene von Selenka beobachtete Mitose, ohne Ruhestadium, direkt zur Bildung des ersten Richtungskörperchens. Es ist dies wahrscheinlich auch so und es wäre anzunehmen, dass die Beobachtung von Selenka lediglich eine zwar seltene, aber dennoch ausserordentlich wichtige Anomalie ist. Wir hätten ein Beispiel dafür, dass hier der erste Anlauf zur Einschiebung eines Stadiums **zwischen** die dritte und vorletzte Teilung des Eies genommen wurde, der Anlauf zu einer Teilung, die dann aber wieder rückgängig gemacht wird; wir werden bei Betrachtungen über die Genese des Keimbläschenstadiums auf diese Beobachtung zurückkommen müssen.

Auf diese interessanten Fragen hat Schockaert (00) nicht geachtet. Vielmehr hat er ein neues „bisher nicht beschriebenes kleines Organ“ im Kern der Eier von Thysanozoon Brocchi entdeckt. „Ein Freund von ihm“, (pag. 33) Mr. Gérard, hat ein ähnliches glattes, fädiges Band bei einer anderen Planarie dargestellt (pag. 33)¹⁾. Um ein solches Band handelt es sich nämlich. Es soll im Kern vor Bildung des ersten Richtungskörperchens entstehen. Der Kern selbst zeigt Chromatinstränge, die aus groben Körnchen zusammengesetzt sind, also etwa das Stadium des lockeren Knäuels. Der Nucleolus zeigt sich aus zwei verschieden färbbaren Substanzen zusammengesetzt, von denen die eine kappenförmig der anderen anhaftet. Während dieses Stadiums tritt ein Band im Kern auf, das sich später sichelförmig, mit fein ausgezogenen Rändern an einen der unterdes neu entstandenen hellen (Plasma-?)Nucleolen anlegt. Dieses Gebilde verblasst allmählich, während nun das Centrosom neben der deutlich gezeichneten Kernmembran auftritt. Dies erscheint aber gerade so als helles Körperchen mit sichelförmigem Rand, wie der Nucleolus mit Band vorher im Kern. Hieraus, aus der Koincidenz des Verschwindens und Auftauchens und aus der gleichen Färbbarkeit beider Gebilde schliesst Schockaert, dass eins aus dem anderen hervorgehe.

Diese Diagnose aus der gleichen Färbbarkeit beweist hier wenig. Die Heidenhainsche Färbung, die Schockaert angewendet hat, würde eine Identifizierung mit dem Centrosom anderer Zellen nur zulassen, wenn jenes Band eine ganz besonders starke Affinität zur Farbe hätte und noch gefärbt bliebe, wenn sonst im Ei schon Entfärbung eingetreten ist. Wichtig und interessant erscheint mir hier nur die Beobachtung, dass man die Anlagerung eines chromatischen Ele-

¹⁾ Eine Arbeit von Gérard ist mir nicht bekannt geworden.

menten an einen plasmatischen Nucleolus direkt verfolgen kann, und dass beide zusammen dann verschwinden. Auf wie schwankendem Grunde die Annahmen des Verf. über die Beziehungen des intranukleären Gebildes zum Centrosom stehen, ist nach dem Gesagten klar. Ich glaube, dass bei sorgsamer Verfolgung der Vorgänge sich vielleicht Wichtiges über die Beziehungen dieses Bandes zu den Chromosomen gerade bei seiner Entstehung feststellen liesse.

v. Klinckowström (97) hat an *Prosthocercus vittatus*, gleichfalls einer Turbellarie, Beobachtungen gemacht, die denen von der Strichts für *Thysanozoon* gleichen. Zusammenfassend lässt sich also sagen, dass es zweifelhaft ist, ob die erwähnten Fälle uns die gesamte Eireifung, oder nur deren Ende zeigen. Sollte, was möglich ist, bei den Turbellarien eine so allgemeine Auflockerung des chromatischen Gerüsts überhaupt ausbleiben, so wäre dies im Zusammenhang mit Selenkas Beobachtung eine recht wertvolle Erkenntnis.

Über unreife Eier der Nemertini, liegen nur spärliche Angaben vor. Ich entnehme sie den embryologischen Untersuchungen von Lebendinsky, der die Schilderung der Entwicklung dieser Tiere hier mit einer Beschreibung des unreifen Eies beginnt. Die Eier der beiden untersuchten Exemplare *Tetrastemma vermiculus* und *Drepanophorus spectabilis* (Quatrf.) verhalten sich gleichartig. Das Keimbläschen zeigt sich erfüllt von einem äusserst zarten achromatischen Netzwerk. In ihm liegen vereinzelte Nucleoli, grössere und kleinere; sehr zahlreiche auch an der Peripherie. Die Nucleolen bestehen oft deutlich aus verschieden gefärbten Bestandteilen. Dies sind offenbar noch nicht ganz reife Eier gewesen; leider aber sind die verbindenden Vorgänge von hier bis zur Bildung der Richtungskörper dem Verf. nicht zu Gesichte gekommen.

b) Anneliden.

Unter den Anneliden ist *Clepsine* (Hirudinee) von Gathy (00) untersucht worden; von demselben Autor die zu den Chätopoden gehörige *Oligochaete Tubifex rivulorum*, von Michel (96) einige Polychäten und von Korschelt (95) *Ophryotrocha puerilis*.

Die Veränderungen des unreifen Eies von *Clepsine complanata*, wie sie Gathy schildert, müssen bestimmter kritischen Einwände halber hier ausführlicher besprochen werden. Im Keimbläschen dieses Eies findet sich neben einem Chromatinwerk ein primitiver Nuclein-Nucleolus; die Schicksale des Chromatinnetzes und des Nucleolus werden gesondert

geschildert, da beide in ihren Umbildungsphasen nichts miteinander gemein haben. Der Nucleolus entwickelt allgemach um sich herum einen achromatischen kappenartigen, später ringförmigen Nebenkörper, zu dessen Nucleolus er wird. Dadurch, dass er dann zu Grunde geht, wird er zu einer Vakuole des Plasmanucleolus, der selbst später verschwindet.

Auffälliger sind die Schicksale des Fadenwerkes; es konzentriert sich zu einem centralen Körper, der schliesslich formlos wird. (Fig. 36—39). Bei dieser Konzentration bleibt im Keimbläschen keinerlei achromatisches (Plastin-) Netz zurück, vielmehr bleibt ausserhalb des centralen Körpers der Kern glatt weiss. Zwischen den nun folgenden Abbildungen 40 und 41 fehlen offenbar Stadien, obwohl Gathy dies nicht angiebt. Nach Gathy zerfällt nämlich dieser centrale Körper nun total in sekundäre Nucleolen. Hiernach, da ja der Körper selbst aus dem ursprünglichen Chromatinnetz entstanden war, sollte man annehmen, dass nun keinerlei fädige Substanzen ausserhalb des sekundären Nucleolus vorhanden sein könnten. Gleichwohl ist dies der Fall: es ist plötzlich (Fig. 41) wieder ein den Kern fast ganz erfüllendes Fadenwerk vorhanden. Somit ist zu schliessen, was Gathy nicht thut, dass 1. das Chromatin sich im Centrum zusammenballt, 2. nur zum Teil und zwar nach Umlagerungen sich wieder ausbreitet, während ein anderer Teil sich in sekundäre Nucleolen umwandelt.

Interessant sind nun die weiteren Schicksale beider Produkte. Irgend eine Beziehung zwischen sekundären Nucleolen und Chromatinnetz hat Gathy nicht gesehen. Das Chromatinnetz wird grob und dick. Die Figuren zeigen — gelegentlich auf pag. 40 wird es auch direkt ausgesprochen —, dass es weniger Chromatinfäden, als vielmehr fast isolierte, durch achromatische Substanz verbundene Chromatinballen oder Fetzen sind.

Die sekundären Nucleolen begeben sich an die Peripherie und verschwinden später. Obwohl nun Gathy den Modus dieses Verschwindens nicht deutlich nachgewiesen hat, erklärt er dennoch, diese Körper verliessen den Kern, um sich in Dottersubstanz umzubilden. Um zu zeigen, wie solche, durch ihre etwaigen Bestätigungen höchst folgenreichen Behauptungen gelegentlich in die Litteratur kommen, muss ich die Gathysche Darstellung hier eingehender berücksichtigen.

Zunächst stützt er sich darauf, dass er im Cytoplasma nucleolen-ähnliche Körper gesehen hat, was ja auch andere Autoren vielfach als Beweis für einen Durchtritt ansehen, was in Wahrheit aber doch nur

der Zustand nach einem nicht zur Beobachtung gelangten Zwischenstadium ist, das eben höchstwahrscheinlich als Durchtritt in gelöster Form zu betrachten sein wird. Sodann bildet er eine (!) Figur, Nr. 53, ab, die ich in den wesentlichen Einzelheiten genau kopiert wiedergebe.

Er bemerkt dazu (pag. 45): „Figur 53 erscheint uns vollkommen überzeugend und liefert den Beweis, dass die Nucleolen aus dem Kern hinaustreten. Dort sieht man den Nucleolus vollkommen ausserhalb des Kernes ins Cytoplasma versenkt und vollständig von Dottereinschlüssen umhüllt. Aber er ist noch von einem Fetzen der Kernmembran umhüllt (x), die durch den Nucleolus ausgezogen worden ist und auf jeder Seite den Umfang des Kernes wieder berührt. Dies sind sicherlich ausserordentliche Thatsachen. Aber wir sehen keine andere Möglichkeit, die Figur 53 zu erklären. Der Nucleolus liegt völlig im Cytoplasma; er ist völlig von Dottermassen umhüllt. Ausser-

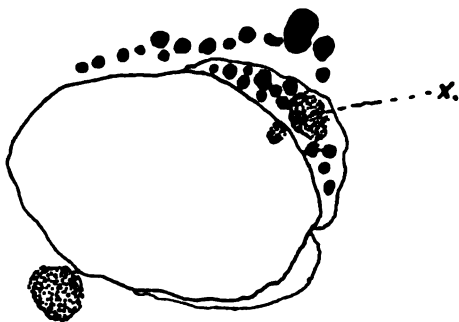


Fig. 1.

dem ist die Grenze zwischen Kern und Cytoplasma sehr scharf und eine neue Membran hat sich bereits um den Kern gebildet¹⁾. Andererseits kann die Membran von der der Nucleolus umgeben ist, nichts anderes als die Kernmembran sein. Man sieht sie langsam vom Nucleolus, davon anfangend, eine regelmässige Kurve um ihn beschreiben und rechts die Oberfläche des Kernes wiedergewinnen, um sich unmerklich in seine Membran fortzusetzen. Was die Dottereinschlüsse anbelangt, die sich um den Nucleolus herum finden, so konnten sie nur durch Einrisse in den durch den Kern und die abgehobene Membran begrenzten Raum eindringen¹⁾, die in anderen Ebenen liegen.

Man stelle sich diesen Vorgang plastisch vor: Ein Nucleolus treibt die Kernmembran vor sich her; die Kernmembran regeneriert sich nach innen davon. Es wird ein Raum abgekapselt. Zufällig reisst die Wand dieses Raumes und Dotter dringt ein. Und das wiederholt sich doch offenbar so oft, wie Nucleolen austreten. Wenn Gathy das wenigstens an einigen Beispielen dargestellt hätte an Stelle dieser einen, einzigen Figur 53.

„Das sind sicherlich ausserordentliche Thatsachen.“ Nur glaube ich, ist die Deutung einfacher. Diese Figur giebt, wie mit einem Blicke

¹⁾ Im Original nicht gesperrt.

festgestellt werden kann, ein optisches, oft beobachtetes Phänomen wieder, in dem zwei Ebenen der sich buchtig ausdehnenden Kernmembran eingestellt sind. Es findet sich in der älteren Litteratur zahlreiche Angaben, dass Nucleolen ausserhalb des Kernes liegen, weil der betreffende Schnitt gerade durch eine Ausbuchtung des Keimbläschens gegangen war. Ausserdem ist zu bemerken: Nirgends giebt Gathy an, dass die Kernmembran sich in Schüben neu bilde, je nachdem sie durchlöchert wurde; im Gegenteil, er beschreibt sie als etwas Bestehenbleibendes und sagt, dass sie immer dicker werde. Der Ausdruck „und übrigens hat sich bereits eine neue Kernmembran gebildet“ ist also an der für nötig befundenen Stelle willkürlich eingeschoben, ebenso wie auch der Satz (pag. 47): „Les nucléoles font sauter la membrane“.

Was in Wirklichkeit mit den Nucleolen geschieht, ob sie im Kern untergehen oder zu dem Chromatinnetz in Beziehung treten, ist also nicht sicher festgestellt worden; dass sie nicht alle untergehen, zeigen spätere Abbildungen (55 und 57) wo bei schon bestehender Spindel im Kern noch nucleolenartige Körper gezeichnet sind.

Fassen wir den Inhalt der Gathyschen Arbeit zusammen, so ergeben sich immerhin einige höchst merkwürdige Thatsachen. Zuerst der Untergang eines primitiven und zahlreicher sekundärer chromatinhaltiger Nucleolen. Sodann die Existenz eines Zustandes, in dem das fädige Gerüst zu einem centralen Haufen zusammengeballt ist. Wir werden dies wohl mit dem Synapsis-Stadium vergleichen können, das bei den Eiern höherer Metazoen beobachtet worden ist und dessen Bedeutung noch keineswegs klar ist. Drittens endlich die Thatsache, dass das in Synapsis befindliche Chromatin zum Teil zu Nucleolen und zum Teil wieder zu fädiger Substanz wird, und dass diese sekundären Chromatinfäden, bevor sie sich zu den Chromosomen der Richtungsspindel gestalten, noch morphologisch manche Umwandlung erfahren.

Die Verhältnisse im Ei des im System ein wenig entfernten *Tubifex rivulorum* weichen in einigen Punkten von denen bei *Clepsine* ab. Hier werden einige achromatische Nucleolen beschrieben, die dann abblassen und verschwinden. Chromatische Nucleoli hat Gathy nicht gesehen. Das Chromatingerüst ist zunächst gröber, wird aber dann immer zarter und feiner. Vor Bildung der Chromosomen und Spindel tritt eine knäuelartige Figur auf, die im Zusammenhang mit dem übrigen feinen Gerüst steht, im Inneren liegt und sich stärker färbt. Dies Faktum ist interessant, da wir den Beweis erhalten, dass sich zwei Bezirke desselben Chromatins je nach ihrer Verteilung

anders färben; Carnoy und Lebrun würden vielleicht den hellen Teil als Plastin, den dunklen als Nuclein bezeichnen, obwohl doch erhellt, dass sicherlich die physikalische Verteilung hier nicht ohne Einfluss auf die Färbekraft ist.

Was die Bedeutung des Stadiums anbelangt, so könnte es als partielle Synapsis betrachtet und dem gleichen Stadium Fig. 41 von Clepsine homologisiert werden. Jedenfalls gleicht es ganz auffällig einem Stadium, das von Giardina (01) bei *Dytiscus* beschrieben wird und das weiter unten erwähnt werden soll.

Im Zusammenhang hiermit dürften Mitteilungen interessant sein, die Michel (96) über zusammengesetzte Nucleolen in den Eiern einiger Polychäten gemacht hat. Er hat in Eiern von *Nephthys*, *Spiophanes*, *Bombyx* und *Nereis diversicolor* solche zusammengesetzten Nucleolen gefunden. Sie bestanden aus einem stark färbbaren dunklen, körnigen Teil, der häufig Einschlüsse (Körnchen, Vakuolen) enthielt — und einem blassen, öartigen Bestandteil. Diese Nucleolen kommen in der Einzahl, auch Mehrzahl vor. Verf. hält sie nicht für zusammengetretene verschiedenartige Produkte, sondern für einfache Körper (905), in denen Vakuolen mit besonders geformtem Inhalt entstehen, der später ausgestossen wird.

Hierher gehört endlich eine Beobachtung, die Korschelt bei *Ophryotrocha puerilis* (96) gemacht hat, wo der Nucleolus in den Furchungsteilungen deutlich sichtbares Material zu dem Aufbau der Chromosomen beisteuerte, während bei der Eireifung selbst solch eine Beziehung wohl anzunehmen möglich war, sich indes nicht sicher nachweisen liess. In dem Keimbläschen vollzieht sich der Vorgang der Reifung so, dass das Netz sich zum Faden umbildet und stärker färbbar wird (pag. 578/9). Der Nucleolus tritt schon während des Gerüstwerkes auf, homogen, stark färbbar. Dann Vakuolen, die grösser werden, sodass der Nucleolus einen maschigen Bau erhält. Seine Auflösung erfolgt durch Abblassen und Verkleinern. Im allgemeinen verschwindet er zu einer Zeit, wo das Chromatin sich noch in der Ausbildung befindet, sodass hier eine Verwendung der Nucleolensubstanz zu seinem Aufbau nicht unmöglich ist (pag. 579). Deutlich aber wird später solche Verwendung in den Kernen der Furchungszellen und bei den Kopulationskernen. Hier entsteht nach der Teilung ein kleiner Nucleolus (pag. 562—573), der allmählich anwächst und maschige Struktur erhält. Die Grenze gegen den Kern ist sehr scharf. Die Kernfäden sind erhalten. Allmählich wird die Färbbarkeit des Nucleolus geringer, die des Kernes stärker. — Auflösung der Nucleolusmaschen in Netze von

Körnchen. Die Körnchen reihen sich zu Fäden und Bändern zusammen. Untergang des Nucleolus, Anschluss der Körnchen an die Chromosomen (vergl. Taf. XXIX, Fig. 41—61)¹⁾.

Von Rotatorien hat Hydatina senta eine Beschreibung durch Lenssen (98) gefunden, der hier nur kurz gedacht sei. Die Angaben sind leider höchst unklar und gehen wenig ins Spezielle. Soweit man sie verstehen kann, handelt es sich um herabgesetzte Färbbarkeit des Keimbläschens während der Reifung, Grössenzunahme des Kernes, Verschwinden der Kernmembran, Auftreten eines deutlich färbbaren Nucleolus und eines Nebennucleolus.

Arthropoden.

I. Crustaceen.

Von den grossen Klassen der Arthropoden sind die Eireifungserscheinungen in jüngster Zeit bei den Krebsen wenig, bei den übrigen Klassen, namentlich den Insekten recht häufig untersucht worden. Beide Reihen bieten unter sich zahlreiche gemeinsame Züge und mehrere in theoretischer Hinsicht hervorragend wichtige Verhältnisse.

Über die sexuellen Verhältnisse der Crustaceen entnehmen wir dem Lehrbuch der Zoologie von Klaus folgende Angaben: „die grösseren Weibchen . . tragen häufig die abgelegten Eier in Eisäckchen, deren Hüllen sie mittelst des Sekretes besonderer Kittdrüsen gebildet haben, mit sich herum. In anderen Fällen gelangen die Eier in geschützte Bruträume am Lande, seltener werden sie, durch besondere Eigenschaften ihrer Eihüllen geschützt, an Wasserpflanzen abgelegt (Cyprinoiden).

Bei den Crustaceen haben lediglich die Entomostraca Behandlung gefunden, und zwar die Ostracoden (Cyprinoiden) durch Woltereck (98), die Copepoden durch Häcker und Rückert.

Bei den durch Woltereck (98) dargestellten Schicksalen des Cyprinoideneies treten uns zum erstenmal die später bei den Insekten so häufigen Beziehungen des Eies zu einer Nährzelle entgegen. Beide Zellarten differenzieren sich aus indifferenten Zellen und schlagen weiterhin verschiedene Wege der Ausbildung ein.

In den Eizellen ist schon frühzeitig ein blasser Nucleolus, neben einem chromatischen Fadenwerk vorhanden. In der Wachstumsperiode blassen die chromatischen Elemente ab und verschwinden fast vollständig (pag. 605/06). Treten sie dann wieder auf, so ist ihre Substanzmenge

¹⁾ Diese Stellen, sowie einige spätere sind meiner i. J. 1902 erschienenen Arbeit entnommen, in der über die betreffende Arbeit bereits berichtet worden war.

relativ kleiner als vorher. Statt des einzelnen Nucleolus treten in dieser Zeit zahlreiche verschiedenartig geformte auf. Meistens, nicht immer, löst sich der primäre Nucleolus in einzelne Körnchen auf, die sich dann wieder scheinbar zu grösseren zusammenlagern.

Einen abweichenden Weg schlägt die Nährzelle in ihrer Entwicklung ein; Nucleoli und Chromosomen erhalten sich nicht, sondern werden zu einer amorphen, dunkeln Masse. Für die Stoffwechselbeziehungen zwischen Ei- und Nährzellen bringt Woltereck einige wertvolle Beobachtungen bei. Zunächst die, dass das Keimbläschen nach der Differenzierung in Ei- und Nährzellen der Peripherie angelagert ist, gleichsam also dem Nahrungsstrom als bedürftiges Element entgegengeht, eine Erscheinung, die indes, wie wir sehen werden, bei den Insekteneiern viel auffälliger ist. Es besteht ferner ein Antagonismus zwischen beiden Zellen derart, dass wir, wenn sich das Chromatin im Keimbläschen im Zustande feinsten Verteilung befindet, im Kern der Nährzelle kompaktes Chromatin antreffen, das sich allmählich verliert, in Masse der Konzentration des fädigen Gerüsts im Keimbläschen.

Hieraus kann nach meiner Auffassung direkt gefolgert werden, dass die feinere Verteilung der Elemente im Keimbläschen zum Zwecke eigener Ernährung erfolgt, die wesentlich durch Vermittelung der Nucleolen geschieht.

Ich wende mich dann zu den Untersuchungen von Häcker (93) über die Eireifung der Copepoden. Diese Arbeit ist deswegen von so grosser Bedeutung, weil ihr Verfasser zum erstenmal eine theoretische Würdigung der interessanten Vorgänge versucht, die an den Keimbläschen der reifenden Copepodeneier zu beobachten sind. Daher auch der Titel seiner Arbeit: „Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen.“ Das Thatfachenmaterial lässt sich in wenigen Worten wiedergeben. Bei bestimmten Copepoden tritt nach den letzten Teilungen der indifferenten Geschlechtszellen im Keimbläschen der nunmehrigen Eizellen ein Stadium feiner Verteilung ein. Dabei ist es bemerkenswert, dass der Chromatinfaden sich bereits längsgespalten hat. Während dieser Zeit treten zahlreiche Nucleolen auf, die sich vor dem einen, ursprünglich bereits vorhandenen Nucleolen durch geringere Färbbarkeit auszeichnen. Während der allmählichen Konzentration des chromatischen Doppelfadens entwickeln sich aus diesen „Nebennucleolen“ lange, seltsam geformte Bänder (deren nähere Schicksale und deren Bedeutung dunkel bleiben). Es besteht eine Beziehung zwischen chromatischem Gerüst und Nebennucleolen derart, dass das Abblässen des Chromatins mit stärkerer Färbbarkeit des Nucleolus sich verbindet.

Wichtig ist nun eine Beobachtung, die Häcker damals machen zu können glaubte. Die bisher wiedergegebenen Vorgänge wurden an Weibchen von *Cyclops brevicornis* beobachtet; bei *Cyclops strenuus* konnten sie nur zum Teil wiedergefunden werden. Über diese Art sagt Häcker (460) „Es ist dies eine „halbpelagische“ Art, d. h. eine Form, welche unter bestimmten örtlichen Verhältnissen die bezeichnenden pelagischen Charaktere annimmt. Das von mir untersuchte Material wurde einem kleinen Tümpel im Altwassergebiet des Rheins entnommen, wo diese Form periodisch und stets nur für kurze Zeit in Massen aufzutreten pflegt. Die Weibchen beeilen sich, durch rasch hintereinander folgende Produktion von Eiesäcken die Zeit, welche ihnen bis zur Bevölkering des Tümpels durch andere Bewohner zu Gebote steht, auszunützen, und die Aufeinanderfolge der einzelnen Eiesäcke geht in der Weise vor sich, dass häufig Weibchen gefunden werden, welche Eiersäckchen mit Nauplien tragen, bei denen aber trotzdem schon der nächste Satz von Eiern . . . im Hervorquellen begriffen ist.“

Während im Ovarium selbst bei allen untersuchten Weibchen die gleichen Verhältnisse herrschen, zeigte sich im Ovidukt nur ein auffälliger Unterschied. „Bei allen Weibchen, welche keine Eiersäckchen mit sich führen, worunter sich jedenfalls sämtliche Erstgebärenden befinden“, verharren die Eier bis zu den weiteren Reifungsteilungen in jenem Stadium des lockeren Knäuels — mit bereits längsgespaltenem Faden — d. h.: „Zwischen die letzte Teilung der Eizellen und die erste Teilung der Reifungsphase ist kein feinfädiges Ruhestadium des Kerns („Keimbläschenstadium“) eingeschaltet“.

„Diesem Modus einer direkten Entwicklung steht nun scharf ein zweiter gegenüber, der sich bei allen Weibchen findet, welche Eiersäcke mit sich führen und bei denen also die im Ovidukt befindlichen Eier des nächsten Satzes eine Stauung erleiden“. Hier finden sich genau diejenigen Bilder, die bei *Cyclops brevicornis* vorher allgemein gefunden worden waren¹⁾. Häcker (pag. 467) zieht aus alledem folgenden Schluss: „Das feinfädige Keimbläschenstadium stellt sich — zum mindesten bei den Copepoden — als ein sekundärer Zustand des Kerns heraus, welcher da eingeschoben worden ist, wo eine Verzögerung der Eiablage stattfindet. Dadurch würde sich seine weite Verbreitung bei allen denjenigen Formen erklären, bei welchen ein Übergang zur periodischen Eiablage stattgefunden hat Ursprünglich folgten wohl die Teilungen der

1) Beide Arten zeigen noch weitere Abweichungen, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann.

Reifungsphase unmittelbar auf die letzte Teilung der Ureizellen, und erst in Anpassung an biologische Verhältnisse wurde zwischen die beiden wichtigsten Momente der Kernteilung: Zwischen die Längsspaltung und das Auseinanderrücken der Tochterelemente ein sekundär hinzutretendes Moment, das Keimbläschenstadium, eingeschoben“. (Häcker wollte hierdurch die frühzeitige Längsspaltung erklären). Es wäre hierbei an die oben geschilderte unvollkommene Teilung von *Thysanozoon* zu erinnern; indes tritt nicht überall solche frühzeitige Spaltung ein und es wäre im Prinzip gleichgültig, zu welcher Zeit das feinfädige Stadium sich eingeschoben hat.

Ganz so scharf wie Häcker es damals darstellte, ist der Unterschied indessen nicht, denn wie Rückert (94) an demselben Objekt festgestellt hat, finden sich auch bei Erstgebärenden *Cyclops-strenuus*-Weibchen jene bandartigen Züge aus Nucleolarsubstanz, die Häcker bei *C. brevicornis* beschrieben hatte. Häcker (95, pag. 222) hat dann später seine Beschreibung auf Grund der Rückertschen Darstellung eingeschränkt, immerhin aber hat er jenen wesentlichen Punkt nicht berichtet, dass nämlich in einen Falle ein feinfädiges Stadium besteht, im anderen nicht. Wenn also möglicherweise auch nicht als typische Erscheinungen, so werden sie doch in der Litteratur anzubewahren sein als gelegentliche, äusserst wichtige Abweichungen, und werden den gleichen Wert besitzen, wie die gleichfalls nicht weiter bestätigten Angaben von Selenka über *Thysanozoon* (vgl. oben pag. 9). Da ich selbst durch meine Beobachtungen am unreifen *Petromyzontenei* auf die Vermutung geführt wurde, dass die Art der Eiablage nicht ohne Einfluss auf die Verhältnisse des Keimbläschens sei, so habe ich in meiner jüngst erschienenen Arbeit (02) jene Häckerschen Angaben gleichwohl erwähnt¹⁾.

Auch eine andere Beobachtung ist bei Häcker wichtig, die nämlich, dass die Dotterbildung ganz unabhängig vom jeweiligen Zustande des Keimbläschens beim Übergang vom Ovarium in den Ovidukt erfolgt. Daraus, dass dies z. T. auch bei beiden Arten des Weibchens von *C. strenuus* der Fall ist, folgert Häcker (465): „Der Beginn des Zellwachstums und der Dotterabscheidung ist nur an örtliche Verhältnisse gebunden und hat keinen bestimmten zwischen Dispirem und feinfädigem Knäuel gelegenen Verteilungszustand des Chromotins und ebenso wenig eine bestimmte Anordnung und Anzahl der Nucleolen zur Voraussetzung“.

¹⁾ Vgl. pag. 281 und 283 meiner Arbeit (02).

Dasselbe Objekt hat Rückert in seinen Untersuchungen behandelt (94). Die Längsspaltung des Fadens und die Bildung der Vierergruppen, die er ausführlich beschreibt, gehören in das Gebiet anderer Probleme; ihre Darstellung würde hier zu weit abführen. Hingegen bestätigt er Häckers Beobachtungen namentlich über die Verhältnisse der Nucleolen und ergänzt sie durch wichtige Einzelheiten. In den kleinsten Keimbläschen findet sich bereits ein relativ grosser rundlicher Nucleolus, der sich in Boraxkarmin so intensiv färbt, wie das Chromatin. Ausser ihm können jetzt schon ein oder auch ein paar kleinere, ebenso gefärbte Körperchen vorkommen. Es tritt dann ein blasserer Nebennucleolus auf; dieser liegt nie rein wandständig, sondern mehr central. Die stark gefärbten (Haupt-)Nucleolen liegen z. T. peripherisch oft auf dem Nebennucleolus kappenförmig auf (cf. Häcker). Dieser Nebennucleolus hat eigentümliche Schicksale (pag. 297): Wachstum, Vakuolisierung, maulbeerartiges Aussehen. Aus ihm entwickeln sich dann lange breite Bänder. Diese färben sich — und das erscheint nicht nebensächlich — mit Boraxkarmin intensiv, obwohl sie vom blassen Nebennucleolus herkommen. Rückert betont (pag. 297) selbst die auffällige Ähnlichkeit des Nucleolenknäuels mit Chromatinfäden und Fadenknäueln. Die Nucleolarstränge werden sogar feiner; teils bleiben sie noch zusammenhängend, teils liegen sie in Stücken im Keimbläschen. Als Unterschied indes von echten Chromosomen zeigen sie keine Zusammensetzung aus Mikrosomen, sind auch nicht so scharf abgegrenzt wie sie. Rückert sagt (pag. 298/99): „Es ist schwierig zu entscheiden, ob die . . . sehr wechselvollen Bilder der Ausdruck für verschiedene Funktionszustände der Nucleolen sind, oder für einzelne zum schliesslichen Zerfall führende Entwicklungsstufen. Vielleicht ist beides der Fall, vielleicht laufen auch noch individuelle Differenzen mit unter“. Wenn er fortfährt: „Man wird von vornherein geneigt sein . . . das Abblassen ursprünglich gut färbbarer Gebilde als Degenerationszustände zu betrachten“ und zwar müsste man, da auch in älteren Keimbläschen noch kompakte Nucleolen vorkämen, annehmen, „dass die Degeneration in verschiedenen Entwicklungsstufen des Keimbläschens vor sich geht“ — so wird man einwenden, dass jenes Abblassen keineswegs eine Degeneration, sondern zunächst nur eine chemische Veränderung bedeutet, die ebensogut progressiv wie regressiv ablaufen kann.

Bei einer anderen Art, *Heterocope robusta* kommen zwar auch Nucleolen, die sich durch Vakuolisierung auflösen vor, indes keine daraus auswachsenden fädigen Stränge. Dagegen konnte hier eine auffällige innige Beziehung zwischen den — ringförmigen — Chromosomen

und Nucleolen beobachtet werden, indem gelegentlich solch ein Ring gegen den benachbarten Nucleolus eröffnet war.

Häcker (95) hat dann noch einmal einen Copepoden *Canthocamptus Staphylinus* untersucht und kam im Wesentlichen zu denselben Ergebnissen für das Keimbläschenstadium, die ich, um den Leser nicht zu ermüden, nicht ausführlich berichten will. Indes ist diese Arbeit insofern für die Geschichte der Eireifung wichtig, als Häcker einen grossen theoretischen Abriss hinzufügt, in dem er die Eireifung der Wirbellosen und der Wirbeltiere vergleicht, hauptsächlich gestützt auf die Untersuchungen Rückerts am Selachierei und Borns am Tritonenei. Einige Sätze aus diesen Erörterungen sei es mir gestattet, dem Inhalte nach zu citieren (pag. 229 ff.): Im gesamten Keimbläschenstadium kommt kein „Gerüstwerk“ zustande, sondern nur ein mehr oder weniger diffuser Knäuel. Nach Beobachtungen an gewissen somatischen Insektenzellen scheint der Knäuel, der also nicht nur bei Eizellen vorkommt, in Zusammenhang mit starker vegetativen Thätigkeit zu stehen. Jedoch ist für das Ei ein direkter Zusammenhang zwischen Dotterablagerung und Verteilung des Chromatins nicht nachzuweisen (ebenso Born), vielmehr bestehen, wenigstens für *Canthocamptus*, Beziehungen zwischen äusseren Reizen und Dotterablage. — Häcker meint, es müsste vielleicht die durch innere Thätigkeit des Chromatins bewirkte „Bereitschaft“ mit der Wirkung eines äusseren Reizes zusammenkommen. Weiter (pag. 207): „Die Dotterbildung setzt ganz unvermittelt ein. Fig. 1 auf Tafel XIV zeigt ein Ovarium, in dem nebeneinander dotterfreie und dotterhaltige Eizellen liegen“.

Arthropoden.

II. Arachnoiden, Myriopoden und Insekten.

Bevor ich mich zu der eigentlichen Darstellung wende, seien nach Claus auch hier einige notwendige Angaben über die Anatomie und Physiologie der weiblichen Geschlechtsteile vorausgeschickt: Die Arachnoideen besitzen paarige Ovarien mit paarigen Ovidukten. Die meisten legen Eier ab, die sie zuweilen in Säcken bis zum Ausschlüpfen mit sich herum tragen. Die Myriopoden besitzen ähnliche Organe und legen ihre Eier meist in die Erde ab. Komplizierte Verhältnisse bestehen bei den Insekten. In den Ovarialröhren bedingen die stärker wachsenden Eizellen hintereinander folgende Auftreibungen, die sog. Eikammern, die follikelartig von dem cylindrischen Ovarialepithel ausgekleidet, ein grosses Ei umschliessen. Nur im oberen, vom Leitungswege abgewandten Endteil der Ovarialanlage unterbleibt die Bildung von Eizellen und Eikammern. Derselbe wächst zu dem dünnen sogenannten Endfaden aus, welcher zur Befestigung der Ovarien dient. In der Regel liegen noch im oberen Ende jeder Eikammer eine grössere oder geringere Zahl von eigentümlich differenzierten Eizellen, welche nicht zu Eiern werden, sondern als dotterbildende oder Nährzellen fungieren.

In den Ovarien der hier zu schildernden Hexapoden kommen mithin drei verschiedene, zellige Elemente vor: Follikelepithelien, Eizellen und Nährzellen. Die weiblichen Geschlechtsorgane der Insekten haben daher seit jeher lebhaftes Interesse erweckt. Es besteht eine ausgedehnte Litteratur über die ontogenetische Herkunft dieser verschiedenen Elemente. Und wenn auch darüber kein Zweifel herrscht, dass sie sich phylogenetisch aus indifferentem Zellmaterial entwickelt haben, so wird für die individuelle Entwicklung solche Abstammung aus dem indifferenten Epithel des „Endfadens“ nicht durchweg angenommen, so z. B. von Will¹⁾, Heymons⁴⁾, Giardina (01) geleugnet, während hingegen Korschelt, Paulcke, De Bruyne, Tönniges, Miss Clapole den einheitlichen Ursprung gelten lassen.

Berücksichtigt man die neueren Arbeiten darüber, so ergibt sich als wahrscheinlichstes Verhalten, dass zunächst die Differenzierung in Geschlechts- und Follikelzellen die phylogenetisch ältere ist, die demnach auch ontogenetisch sich zuerst bemerkbar macht. (Paulcke, Tönniges.) Stammesgeschichtlich jünger ist dann das Erscheinen der Nährzellen. Es werden nicht mehr alle einer Oogonie entstammenden Zellen zu Ovocyten, sondern nur ein Teil (die Hälfte, der vierte, achte Teil). Der Grad der Entwicklung der Nährzellenkomplexe schwankt von einfachen plasmatischen Syncytien bei Arachnoiden bis zu wohl-differenzierten Nährkammern. Die höchste Entwicklung besitzen die Bienen mit ihren wohlgeordneten Ei- und Nährkammern. In dem Masse dieser Differenzierung wird das Follikelepithel von der ernährenden Funktion ab mehr und mehr zur epithelial-auskleidenden gedrängt. Bei Myriopoden treten die Follikelzellen z. B. noch ausgedehnt mit Eizellen zum Zwecke der Ernährung in Verbindung, sobald die Nährzellenmasse verbraucht ist (Tönniges), bei *Apis mellifera* nimmt das Follikelepithel gar keinen Anteil mehr an dem Ernährungsprozess (Paulcke). Die Differenzierung der Oogonien in Ei- und Nährzellen führt oft zum Auftreten abortiver Eier (Tönniges, Miss Clapole).

Diese Vorbemerkungen überheben uns mehrfacher Wiederholungen an einzelnen Stellen.

Ich wende mich dann zunächst zu der Beschreibung, die van Bambecke (97) von der Eireifung der Webspinne (*Pholcus phalangoides*) gemacht hat.

Er fand in jungen Eiern das Chromatin im Kerne in Form eines Netzwerkes. Ein im Inneren gelegener Nucleolus besitzt eine dunkle

¹⁾ Citirt bei Giardina.

Randzone, die nach Ansicht des Autors dadurch entsteht, dass sich Chromatinfäden seiner Peripherie anlagern. Im Inneren des Nucleolus liegen grössere und kleinere Bläschen, die häufig über das Niveau emporragen und wahrscheinlich, indem sie platzen, ihren Inhalt entleeren. In den Nucleolen ausserdem oft körniger Inhalt, in einem Falle ein krystalloider Körper. In der zweiten Phase der Eireifung wird angeblich die Kernmembran undeutlich und es tritt teilweise eine Vermischung beider Substanzen ein. Wichtig ist hier die Abbildung eines Nucleolus (Tafel XXV, Fig. 8b), wo man seine Grenzen eröffnet und seinen Inhalt in Gestalt gefärbter Brocken ins Karyoplasma treten sieht. Zur Zeit, wo das Keimbläschen undeutlich begrenzt erscheint, d. h. zur Zeit der Dotterbildung, bemerkte van Bambecke im Cytoplasma feine saffraninophile Körnchen, radienartig zum Kern angeordnet. Er spricht deshalb die Vermutung aus, dass der Kern des Eies „eine wichtige, wenn nicht gar ausschlaggebende Rolle bei dem Prozess der Dotterbildung spiele. Es steht nach ihm im Einklang damit, dass ein grosser Teil des Nucleins verloren gehe, da schliesslich auf der Höhe der Dotterbildung nur wenig saffraninophile Stellen übrig blieben, auch verliere der Nucleolus seine Affinität zu diesem Farbstoff fast völlig. Diese Beobachtung gehört zu denjenigen, die später zusammenfassend besprochen werden sollen. (Vergl. Kap. III.)

Die im Jahre 1898 erschienene Arbeit von Obst legt den Hauptwert auf die Untersuchung der Nucleolarsubstanzen. Die Eier der von ihm herangezogenen Mollusken und Arachnoiden sind offenbar den Doppelfärbungen sehr günstig; die mit Boraxkarmin durchgefärbten Eier besitzen ausserdem noch Affinität zu Methylgrün oder Solidgrün. Es ist diese Doppelfärbung meiner Ansicht nach ein Hinweis darauf, dass wir zwar zwei chemisch verschiedene Substanzen durch sie nachzuweisen vermögen, nicht aber, dass wir nun etwa die cyanophilen Bestandteile als Nuclein-, die erythrophilen als Albuminkörper diagnostizieren können. Denn es färbt sich ja das primitive Chromatingerüst (das Chromatin ist ursprünglich grob, später fein verteilt), ein sicherlich also nucleinhaltiger Körper, rot, andererseits nehmen gewisse Nucleolen das Methylgrün typisch an¹⁾. Durch diese Methode weist

¹⁾ Hartmann (02 pag. 795) sagt über diese Färbung von Obst, sie „erwies sich als unzuverlässig, indem sie je nach der Dauer der Einwirkung verschieden wirkte“. — Auf alle Fälle weist die Färbung doch differente Stoffe nach, wenn auch nicht deren chemische Natur. Beim Tritonei habe ich, wie Hartmann die Erfahrung gemacht, dass man je nach der Behandlung die Färbung anders gestalten kann. Aber stets behielten doch bestimmte Teile des Keimbläschens das Methyl- oder Solidgrün länger als andere.

Obst nach, dass im Mollusken- und Arachnoidenei zwei Arten von Nucleolen auftreten. Blaue Nucleolen sind schon bei den jüngsten Primordialeiern da. Ferner entstehen sie spontan als feinste blaue Körnchen. Die roten entstehen aus Chromatinbrocken; die kleinsten sind von Mikrosomen nicht zu unterscheiden. Durch Zusammenschluss kleinerer blauen und kleinerer roten entstehen grössere in jeder Farbe. Sodann kommen Nucleolen in Übergangsformen vor, sowie vor allem rote Ablagerungen auf blaue Nucleolen. Untergangserscheinungen wurden nur an blauen Nucleolen beobachtet, und zwar kam vor 1. Zerfall; die Trümmer waren erythrophil; 2. Vakuolisierung. Vakuolisierte Nucleolen blieben bis in die erste Spindel hinein bestehen, wurden dann nicht mehr beobachtet.

Dieser sehr interessante von Obst geschilderte Vorgang zeigt uns also gleichsam den Lebenslauf der Nucleolarsubstanzen: aus dem Chromatin entstehend und wieder zu ihm zurückkehrend durchlaufen sie eine Periode, in der sie sich schematisch different verhalten. Es ist zu bedauern, dass Obst nicht mit anderen, einfachen Färbungen versucht hat, die feineren morphologischen Verhältnisse der Kerngebilde zu untersuchen. Vielleicht hätten sich hier auch morphologische Beziehungen zwischen körnigen und fädigen Substanzen ergeben.

Tönniges (02) legt auf die Darstellung der histologischen Veränderungen im Keimbläschen selbst weniger Nachdruck; indes sind einige seiner Bilder sehr instruktiv, insofern sie in grösseren Eiern das Chromatin nicht diffus zeigen, sondern zu mannigfachen unregelmässigen Figuren im Inneren zusammengeballt und angelagert an ein fädiges, scheinbar achromatisches Wabenwerk (Z. B. Fig. 18 und Fig. 21). Hervorzuheben wäre ferner, dass nach völliger Aufzehrung der plasmatischen Nährzellenmasse im Ovarium nur Eizellen und Follikelzellen zurückbleiben. „Follikelzellen beginnen sich vereinzelt dem jungen Ei anzuschmiegen und versehen es mit weiterem Nährmaterial. Wenn die meisten Follikelzellen der Eimembran anliegen, ist auch im Ooplasma die grösste Menge von Nährmaterial vorhanden, und es will uns fast scheinen, als wären auch solche Stadien der direkten Verbindung einzelner Dotterkörnchen mit den anliegenden Follikelzellen bemerkbar“ (pag. 345).

Gleichfalls wichtige Angaben über die Ernährung der Eizelle enthält die Arbeit von Lécaillon (01) über das Ovarium der Collembolen. Bei den Collembolen begiebt sich in den Keimbläschen der zukünftigen Eier alles Chromatin in Gestalt kleiner Anhäufungen an die Peripherie, um hier während der gesamten Reifungszeit ein äusserst träges Dasein zu führen. Die Erkenntnis des feineren Baues dieser Haufen ist wegen

ihrer minimalen Dimensionen unmöglich. Lécaillon nennt sie Tetraden und beschreibt sie also (pag. 532/3): „Les amas chromatiques . . . gardent leur situation à la périphérie du noyau, restent isolés les uns des autres et conservent leur nombre primitif . . . ils semblent constitués par de petits bâtonnets courbés et soudés ou par de petits granules très rapprochés les uns des autres, représentant manifestement des groupes quaternes ou des dérivés de ces groupes.“ Es ist vielleicht erlaubt, in diesen Haufen nach Analogie anderer Beobachtungen Nucleolarsubstanz zu erblicken, die das Chromatin des Kernes ganz oder zum Teil in sich aufgespeichert hat, wenngleich zu beachten wäre, dass Lécaillon über die feineren Vorgänge bis dahin und erst recht weiterhin nichts beobachtet hat. Schuld an diesem Mangel ist die Kleinheit des Keimbläschens. Denn namentlich später wächst der Eileib zu kolossalen Dimensionen heran, während sein Keimbläschen immer kleiner und kleiner wird (pag. 532/3). Solange es sichtbar bleibt, gewährt es denselben Anblick wie oben geschildert. Lécaillon hebt meines Erachtens mit Recht hervor, dass die geringe Ausbildung des Chromatins und das mit der Ablagerung des Deutoplasmas verbundene ungeheuere Wachstum des Eies darauf hinweisen, dass dem Chromatin ein direkter Einfluss auf die Dotterbildung nicht zugeschrieben werden könne.

Ähnliche Verhältnisse, nur komplizierter schildert Miss Claypole (98) bei *Anurida maritima*. Das Ovarium ist hier vorn und hinten in zwei feine Fäden ausgezogen, die vom Keimepithel gebildet werden. Aus diesem gehen Eizellen und Nährzellen hervor (pag. 221 ff.) gewöhnlich sind 5–8 Nährzellen um ein Ei gruppiert (pag. 228). Die Entwicklung der Nährzellen führt im Kern zu degenerativen Vorgängen: Das Chromatin tritt im Inneren des Eies zu einigen (8?) unregelmässig sternförmigen Figuren zusammen. Gleichzeitig erscheint in ihrem Leibe eine den Kern kappenförmig bedeckende Substanz, die sich mit Bleu de Lyon stark färbt. Claypole ist der Ansicht, dass dieses eine später ins Ei aufgenommene Masse sei, denn zur Zeit der Entstehung dieser Gebilde sei im Ei noch kein Dotter vorhanden, später färbe sich das Dottermaterial gleich jenen Massen in den Nährzellen mit Bleu de Lyon.

Wie es Lécaillon für seine Objekte angiebt, so wird auch hier das Keimbläschen immer kleiner und weniger deutlich. Acht Chromosomen liegen auch hier sehr träge an der Peripherie. Schliesslich wird das Keimbläschen ganz unsichtbar, die winzigen Chromosomen werden von der Dottermasse ganz verdeckt. Ausser diesen Zellen kommen nun auch sog. abortive Eier vor, Zellen, die unter den Nährzellen liegend,

die Charaktere von Eiern zeigen. „Sie sind etwas kleiner als die Nährzellen und haben einen ausserordentlich kleinen Zellkörper und einen grossen Kern mit acht kleinen Chromosomen, die zuerst an der Peripherie liegen, wie es der Fall in den Nährzellen ist. In ihnen liegen einer oder zwei grosse Nucleolen, die leicht von den acht Chromosomen zu unterscheiden sind. Später bewegen sich die Chromosomen nach einwärts und lagern sich in Vierergruppen. Diese Zellen haben zweifellos manche charakteristische Eigentümlichkeiten des wahren Eies und sind Eier, die sich bis zu einem bestimmten Punkte hin entwickelt haben. Der Kern muss daher eine degenerative Hypertrophie erlitten haben, da er viel grösser ist, als der der sich entwickelnden Eier auf der gleichen Entwicklungsstufe¹⁾. — Später degenerieren diese Eier (pag. 223/4).

Bald umgibt sich nun das einzelne vom Ei und den Nährzellen gebildete Zellnest mit Follikelepithel, das sich von der Ovarialwand aus einsenkt. Ob es sich indirekt oder direkt teile, ist unbestimmt geblieben. Es wird immer dünner und spielt keine Rolle in der Eiernährung. Erst durch die Bildung der Dotterhaut werden schliesslich die Reste der Nährzellen vom Ei abgedrängt. Nur die den Kernen entstammenden Klumpen von Chromatin bleiben als solche Reste liegen; alles übrige ist aufgenommen worden, sodass wirklich der Schluss gestattet ist, es hätten die Kerne der Nährzellen durch Sekretion jener oben erwähnten blau gefärbten Masse ihre Rolle für das Ei ausgespielt.

Tiefer in den Mechanismus der Ernährungsvorgänge scheint de Bruyne (98) eingedrungen zu sein; wenngleich seine Befunde und Schlüsse in mancher Hinsicht befremden. Nach de Bruyne nämlich kommt ein doppelter Vorgang zustande: 1. eine Überleitung von Nährstoffen, 2. eine spontane Degeneration von Zellelementen zu einer Dottermasse, die das Ei phagocytär aufnimmt (pag. 53—65). Die Überleitung der Nährstoffe wird von den Nährzellen bewirkt, der Degeneration unterliegen die Epithel-(Follikel-)Zellen. Aber auch bei der Überführung von Nährmaterial durch die Nährzellen sollen eigentümliche Erscheinungen vorkommen (*Musca vomitoria*): Bei der allmählichen Aufnahme in den Eileib bleiben nämlich die Nährzellen entweder einzeln

¹⁾ Dieses interessante Verhältnis erinnert an die Beobachtung von R. Hertwig (02 pag. 14/15), „dass bei hungernden Paramäcien und Actinosphären ein starkes Wachstum des Kernes auf Kosten des Protoplasmas eintritt“ . . . bei hungernden und infolgedessen kleiner werdenden Paramäcien nimmt der Kern nicht nur relativ, sondern absolut an Grösse zu. — Auch die abortiven Eier, die keine Dotterzufuhr erhalten, sind gleichsam im Hungerzustande. Auffälligerweise ist auch hier der Zelleib abnorm klein. Vgl. III. Kapitel.

oder verschmelzen; ihr Protoplasma vermischt sich innig mit dem des Eies. Hingegen bleibt der Kern selbständig und wird später vom Keimbläschen aufgenommen. De Bruyne sagt, dass das Keimbläschen die Nährzellenkernreste umfasste und dass, während vorher spärlich Chromatin darin gewesen war, es jetzt reichlicher davon erfüllt wurde. Er nennt das Keimbläschen in diesem Zustande mit kühnem Ausdruck „Phagokaryon“. So kommt er zu dem Satz, dass Kern sich von Kern, Cytoplasma von Cytoplasma nähren. Indes scheint dies eine höchst zweifelhafte Sache, nicht nur, weil sonst die neueren Untersuchungen nichts Ähnliches beschreiben, sondern auch, weil de Bruyne selbst es nicht exakt für alle Fälle beweisen kann¹⁾. „Oft, sagt er, bleibt der Kernrest lange bestehen. Er löst sich dann langsam auf und gelangt, „wahrscheinlich“ im Zustande äusserst feiner Verteilung in den Kern“ (pag. 62).

Ein für die Frage nach der Ernährung des Eies höchst auffälliges Phänomen erwähnt Rabes (00) für den Käfer *Rhizotrogus solstitialis*. Hier ist jedes Ei von einschichtigem Epithel umgeben. Zu bestimmten frühen Zeiten der Ovogenese wachsen nun Falten und Zapfen des Follikel epithels in das Ei hinein, wie Verf. meint zur Oberflächenvergrößerung der ernährenden Flächen. Später sind diese Falten nicht mehr da. Rabes ist der Ansicht, dass sie sich wieder ausgleichen. Ich halte es nach den Abbildungen nicht für unmöglich, dass die Bestandteile des Follikel epithels vom Ei selbst aufgenommen und dadurch die glatten Konturen wieder erreicht wurden. Hierfür spräche auch, dass eigentliche Nährzellen bei *Rhizotrogus* nicht abgebildet sind; mithin würde hier im Follikel epithel noch undifferenziert das nährend und schützende Element zu suchen sein. — Dass sich auch hier das Keimbläschen enge dem Epithel anlegt, sei nur nebenbei erwähnt, da es Rabes hervorhebt, um dadurch gleichfalls die nahen Beziehungen zwischen Quelle und Verbrauchsort der Nährstoffe nachzuweisen.

Aber etwas anderes ist sehr wichtig. Auf Fig. 6, Taf. XIX bildet Rabes in hellem leicht granulierten Keimbläschen einen mächtigen Nucleolus ab, der in Beziehung mit einer Körnchenreihe steht. Das ganze sieht aus wie ein Komet mit Schweif. Zweifellos ist dies eine Figur, die mit einer der Carnoyschen direkt übereinstimmt, doch ist Rabes auf diesen Teil der Frage nicht näher eingegangen.

Eingehender muss nunmehr die Untersuchung von Giardina (01) hier besprochen werden. Sie ist zweifellos diejenige, die nächst Borns,

¹⁾ De Bruyne giebt übrigens (pag. 73/74) eine Gruppierung der Insekten nach der phylogenetischen Ausbildung des Nährzellenapparates.

Rückerts und Carnoys Arbeiten die wertvollste ist. Nicht nur wegen der klaren Darstellung, der einwandsfreien Technik und der höchst instruktiven Abbildungen, sondern vornehmlich deswegen, weil Giardina den theoretischen Fragen bis ins einzelne nachgeht und wohl sämtliche Probleme erörtert, die mit der Eireifungsfrage irgendwie zusammenhängen. In dieser Hinsicht steht sie eigentlich am höchsten, weil kein anderer Autor die Gesamtheit all dieser Beziehung so ins Auge gefasst hat. Wenn man auch in mancher Hinsicht Giardina vielleicht nicht folgen kann, so möchte ich dennoch diese Arbeit ganz ausführlich besprechen, schon weil sie Fernerstehenden Gelegenheit gibt, sich über die hierher gehörigen Fragen zu unterrichten.

1. Im Ovarium von *Dytiscus* entstehen die Ovocyten und Nährzellen nicht direkt aus den indifferenten Keimzellen, sondern durch eine Serie von vier ungleichen Teilungen nach folgendem Schema, so dass am Ende eine Eizelle und 15 Nährzellen vorhanden sind. Diese

Teilungen sind nun dadurch ausgezeichnet, dass ein bestimmter Anteil des Chromatins sich von dem übrigen Chromatinnetz emanzipiert und in einer Kernhälfte zu einer formlosen Masse kontrahiert, in der auch keine Spur von fädiger Struktur erkennbar bleibt. Während nun die helle Kernhälfte allein die Chromosomen der Richtungs-

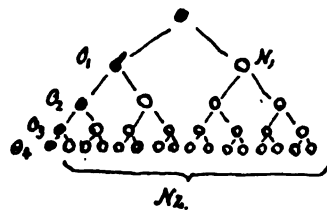


Fig. 2.

spindel aus sich hervorgehen lässt, bleibt die synaptierte Masse auf einer Seite der Spindel liegen und geht nachher allein in diejenige Tochterzelle über, die später zum Ovocyten wird. Dies wiederholt sich viermal bis wir eine grössere Anzahl Nährzellen mit feinfädigem Knäuel erblicken und eine Eizelle, deren Kern zur Hälfte feinfädiges, zur Hälfte Chromatin in Synapsis zeigt (pag. 425—440, Taf. 17 — Taf. 20).

2. Schicksale der Ei- und Nährzellen (pag. 450—460). Die Kerne der Nährzellen gehen zu Grunde. Zunächst spielen sich in ihnen Vorgänge ab, die Giardina als Anlauf zu einer Teilung auffasst. „Sie bewahren noch etwas von der Natur ihres Stammes und sind Zellen von der Natur der Keimzellen (pag. 453). Er vergleicht sie den Ovocyten in der Mewesschen Beobachtung¹⁾. Bei der weiteren Umwandlung des Keimbläschens kommt es darauf an, dass zunächst der synaptierte Teil dem übrigen einverleibt wird. Dieser Prozess führt zu einem Stadium, wo in der That jetzt im Keimbläschen das Chromatin fein netzförmig

¹⁾ cf. unten pag. 756.

verteilt ist. Hierbei kommt es nun sekundär zu einer zweiten Synapsis, d. h. abermals ballt sich im Inneren das Chromatin kugelförmig zusammen, so aber, dass im Inneren fädige Strukturen erkennbar bleiben und auch feine Fäden zur Peripherie ziehen. Allmählich wird die chromatische Substanz spärlicher. Ein sich mehr mit Plasmafarben färbendes Gerüst bleibt zurück. Nach scheinbar völligem Verschwinden tritt die chromatische Masse in Form feinsten zahlloser Nucleolen auf. Giardina erklärt ausdrücklich, dass das Chromatin nicht in geformtem Zustande durch die Kernmembran trete; er hält es für wahrscheinlich, dass es im Kern selbst eine chemische Umbildung erfahre.

3. Ernährung des Eies durch die Nährzellen. Von den ursprünglich entstandenen Nährzellen werden alle bis auf vier von der Verbindung mit dem Ei ausgeschlossen. Entwicklungsvorgänge, die zu besprechen hier zu weit führen würden (cf. p. 462—465) bringen es mit sich, dass vier Nährzellen rosettenartig unter sich und wiederum durch einen kegelförmigen Stiel mit dem Ei verbunden bleiben. Bei näherer Betrachtung stellt sich heraus, dass dieser Stiel vom Kern der Nährzellen ausgeht und ins Cytoplasma des Eies mündet. Er ist feinstreifig, „wie eine Strömung mit welligen Wirbeln.“ Später, wenn oben wie erwähnt die Kerne der Nährzellen degenerieren, färbt sich der Kegel stärker mit Saffranin. Verf. hatte an früherer Stelle bemerkt, dass der Eileib sich stark mit Saffranin färbt und unter Zurückweisung morphologischen Austritts von Keimbläschenbestandteilen gesagt (pag. 458): „Soll man annehmen, dass das Chromatin auf osmotischem Wege in das Cytoplasma geht? Diese Voraussetzung verdient mehr Beachtung, gleichwohl glaube ich nicht, dass man sie annehmen muss.“ — Hier nun ist eine Erklärung für das Auftreten der Saffraninophilie des Eileibes durch die Beziehungen zum Kern der Nährzellen wohl deutlich gewiesen. Die innige und phyletisch entstandene Zusammengehörigkeit der Ei- und Nährzellen erblickt Giardina auch dadurch bestätigt, dass sie gemeinsam und gruppenweise bei intaktem Fellelepithel degenerieren können.

Soweit die tatsächlichen Befunde Giardinas. In ihrer theoretischen Verwertung geht er auf folgende Fragen ein:

a) Wesen und Bedeutung der Synapsisphase. — Beziehungen zwischen ihr und der Lehre von Reduktionsteilung im Sinne Weismanns und Rouxs.

b) Die Schicksale der chromatischen Substanz in ihrer Beziehung zur Lehre von der Kontinuität und Individualität der Chromosomen.

c) Die Beziehungen zwischen den Zellen der Geschlechtsgruppen (Ei und Nährzellen) zum Soma.

ad a: Giardina hat speziell die Synapsisverhältnisse noch einmal untersucht (02) und speziell bei *Mantis religiosa* jenes während des Wachstums des Ovocyten auch bei *Dytiscus* vorkommende zweite Synapsisstadium (s. o.) sehr gut ausgebildet gefunden. Nachdem ein feinfädiger Knäuel entstanden ist, ballt sich das Chromatin hier abermals zusammen, um sich dann wieder in grobgekörnte Fadenschlingen auseinanderzulegen.

Diese Art der Synapsis hat Giardina (02 pag. 296) „in varii animali, ma specialmente nella *mantis religiosa*“ beobachtet.

Auf Grund all dieser Beobachtungen stellt er zunächst fest, dass in der Litteratur unter dem Namen Synapsis ganz verschiedene Dinge vertreten sind. Es giebt zwei völlig voneinander differente Vorgänge, die er durch eine differente Nomenklatur auch zu unterscheiden vorschlägt. Die eine bezeichnet er als *Sinapsi di accrescimento* (02 pag. 305). Sie ist dadurch charakterisiert, dass das gesamte Chromatin daran Anteil nimmt, und dass die einzelnen Fadenstücke sichtbar bleiben. Sie ist es, die während des Eiwachstums bei *Mantis* und *Dytiscus* beobachtet worden ist, sie ist gleichfalls dem Synapsisstadium bei Spermatocyten vergleichbar, endlich auch homolog den *Noyaux synaptènes* der Säuger¹⁾. Streng davon zu scheiden ist die bei *Dytiscus* während der Differenzierung in Ei- und Nährzellen vorkommenden Synapsis. Diese ist partiell, nur ein Teil des Chromatins beteiligt sich daran. Es kommt ferner zu einem so innigen Zusammenschluss, dass einzelne Fadenstücke nicht mehr nachweisbar sind. Diese Synapsis bringt Giardina in Zusammenhang mit Differenzierungsteilungen und nennt sie *Sinapsi differenziale*.

Gemäss der geschilderten Charakteren wären vielleicht folgende einfacheren Termini am Platze.

Sinapsi differenziale = Differenzierungssynapsis = *Syncrasis*
S. di accrescimento = Wachstumssynapsis = *Synapsis sens. strict.*

Verf. bezeichnet nun die Folge von Ovogonien in *Syncrasis* als „Keimbahn“ und vergleicht sie so direkt der Keimbahn Häckers bei Copepoden. Dem schliesslichen Ovocyten werde hier allein gerade wie dort der definitiven Sexualzelle die gesamte Chromatinmasse zugeführt, während in einem Falle somatische, im anderen Nährzellen nebenbei entstehen.

¹⁾ cf. später Winiwarter (pag. 766).

Man müsste dies noch weiter ergänzen, um zu vollem Verständnis dessen zu gelangen, was Giardina meint und zugleich auch die schwachen Punkte herauszufinden. Die ursprüngliche „Keimbahn“ Häckers führt zu Geschlechtszellen mit der gesamten Chromatinmenge. Nun folgt die Periode der Vermehrung der indifferenten Geschlechtszellen und erst bei eintretender Differenzierung setzt sich die Keimbahn im ursprünglichen Sinne fort. Hier wäre einzuwenden, dass dann ja in all den Fällen, in denen die Autoren aus der indifferenten Keimzellenmasse auch die Follikelepithelien entstehen lassen (Korschelt, Paulcke, de Bruyne, Tönniges, Claypole) ja jedesmal solche Synapsis zu beobachten sein müsste. Ganz konsequent bekämpft daher auch Giardina diese gemeinsame Abkunft und lässt die Follikelzellen somatische Zellen gewöhnlicher Art sein. Das sind sie nun zweifellos in den Fällen nicht, wo sie selbst ernährende Funktion haben, also sicher durch Differenzierung mit den Eizellen aus gemeinsamer Grundlage entstanden sind; gemeinsamer Ursprung von Ei- und Follikelzellen wird ja z. B. bei der Bildung des Säugetierovariums als eine Fundamental Tatsache angesehen. Paulcke (00), der die gemeinsame Abkunft vertritt, gleichfalls aber, wie Giardina die Auffassung Weismanns von der erbungleichen Teilung hat, nimmt demgemäss an, dass die Zellen bereits mit differenten Charakteren in das Vermehrungsstadium eingetreten seien. Aber auch hier müsste man doch zu irgend einer Zeit der Oogenese dann wohl synaptische Phasen antreffen!

Diesen Widersprüchen sucht Giardina durch eine Annahme zu entgehen, die zwischen ungleicher und erbungleicher Teilung gleichsam vermittelt (443—446). Er meint, die Erbllichkeit und das Idioplasma seien nicht an einen Ort der Zelle gebunden, sondern nur gebunden an den Begriff der Organisation, der die ganze Zelle umfasse. Eine Reduktionsteilung könne auch durch ungleiche Vererbung im Cytoplasma erfolgen; an welchem Bestandteil der Zelle sie nachweisbar in Erscheinung trete, sei ohne weiteres nicht zu sagen; sie brauche sich im Kern nicht zu manifestieren; wenn sie es thue, so sei das, wie hier bei den Ovocyten nur ein spezieller Fall. Lässt man aber die Annahme gelten, dass ein einziges Mal in der Ontogenese die ungleiche Übertragung vorkomme, nämlich bei der Erhaltung der Geschlechtszellencharaktere, und giebt man Giardina zu, dass gerade diese Übertragung sichtbaren Ausdruck im Kerne finden, so muss notwendig diese ungleiche Übertragung doch auch während der Vermehrungszone stattfinden, in der die Follikelepithelien entstehen (scil. bei anderen Formen als den von Giardina untersuchten cf. oben), mit anderen Worten, die

Keimbahn darf nicht unterbrochen werden. Diese Thatsache allein scheint zu beweisen, dass Giardina das Syncrasisstadium (sinapsi differenziale) mit differenter Teilung zu Unrecht in Zusammenhang bringt.

Die eigentliche Deutung steht noch aus. Nur als Möglichkeit sei folgendes bemerkt. Die Syncrasis trifft mit der Erscheinung zusammen, die von anderer Seite oft als Amitose in Insektenovarien beschrieben worden ist. (Neuerdings Preusse [95] und Paulcke [00].) Amitose gilt als Form der Kernvermehrung bei solchen Zellen, die der Degeneration anheimfallen. Dies trifft bei den Nährzellen durchaus zu. Die Beziehungen der Nährzellen zum Ei sind nicht mit denen anderer geweblichen Differenzierungen auf eine Stufe zu stellen. Es sind gleichsam Sprossungen, die durch eine Art Arbeitsteilung für einige Zeit zum Erwerb eines Scheinlebens führen. In Wahrheit ist das Ei + 15 Nährzellen in gewissem Sinne ein Organismus, indem die Nährzellen z. T. sämtlich in das Ei aufgenommen werden (Paulcke), z. T. partiell. Man muss daher diesen Kernteilungsprozess, an Stelle ihn zu verallgemeinern, eher ganz als einen in gewissem Sinne abnormen Sprossungsprozess auffassen. Ganz irrig scheint es mir, wenn Giardina die Nährzellen, die zu Grunde gehen, mit den somatischen Zellen von Cyklops vergleicht, wo es sich eben um bleibendes Gewebe handelt. —

Dies wäre die erste, sog. Differenzierungssynapsis. In Betreff der zweiten, die während des Wachstums des Keimbläschens auftritt, ist Giardina der Ansicht, dass sie möglicherweise der Anlauf zu einer Teilung sei, die aber durch das weitere Wachstum unterbleibe. Er nennt sie un vero indovinello (Rätsel).

ad b. Wir erinnern uns, dass Giardina in zweiter Linie die Beziehungen zwischen den Schicksalen des Keimbläschens und der Lehre von der Kontinuität und Identität des Chromatins erörtert (s. o.). Er bekennt sich in dieser Hinsicht zunächst zur Anschauung Carnoys. Die Schicksale des Chromatins (s. o.) stehen nach seiner Ansicht durchaus in Widerspruch zur Kontinuität und Individualität der Chromosomen. Zur Kontinuität vielleicht, wie sie Born vertrat, nicht ganz, da ich finde, dass Giardina die gänzliche Chromatinfreiheit ganz sicher nirgends nachgewiesen hat, obwohl er der Ansicht ist, es gethan zu haben. Es fehlen aber z. B. für die Konzentration des Chromatins alle Stadien bis zur Mitose hin. Ferner sprechen die Bilder, die er in der späteren Arbeit (02) von *Mantis religiosa* giebt, durchaus für eine kontinuierliche Existenz von Chromatin. Sollten *Dytiscus* und *Mantis* so voneinander abweichen? Anders verhalten sich seine Thatsachen zur

Existenz individueller Chromosomen während der Eireifung. Diese kann danach bestimmt geleugnet werden. Indes ist die Wendung bemerkenswert, durch die er aus dieser Schwierigkeit sich zu den gegenwärtig gültigen biologischen Anschauungen zurückfindet, anstatt wie Carnoy für irrig zu erklären, was durch so viel andere Erscheinungen glaubwürdig dargethan wird. Er sagt nämlich: „die Konstanz der Chromosomenzahl hängt weder von dem Bestehenbleiben der Chromosomen ab, noch von der Quantität der Chromosomensubstanz, die sich in der Äquatorialplatte verteilt. Sie hängt vielmehr von der Konstanz ab, mit der sich in jeder Mitose gewisse Bedingungen wiederholen, die von jenen ersten beiden unabhängig sind und die für jede Art von Organismen charakteristisch sind.“

Diese Bestimmung ist sehr wichtig, denn sie giebt mit anderen Worten annähernd das wieder, was R. Hertwig (02) andeutet, wenn er von der „Organisation“ des Chromatins durch die Nucleolarsubstanz spricht (vergl. oben und später Kap. III).

ad c, Die letzten Erörterungen Giardinas betreffen die Beziehungen zwischen dem Sexualapparat und den somatischen Zellen, die etwa auf die beobachteten Verbindungen zwischen Ei- und Follikelzellen zurückzuführen seien. Er ist der Ansicht, dass solche Beziehungen trotzdem nicht bestehen, dass vielmehr Ei- und Nährzellen in inniger Vereinigung gleichsam einen isolierten Körper im Körper bilden (pag. 469). Ich kann diese Dinge, da sie zu weit führen würden, wohl übergehen und möchte nur andeuten, dass er auch die Übertragung somatischer Veränderungen auf die Keimzellen hier bespricht.

Es bleibt mir danach nur übrig, eine wichtige Thatsache aus den Untersuchungen von Paulcke (00) über das Ovarium der Bienenkönigin zu berichten. Auch Paulcke hat, wie erwähnt, nach der Differenzierung in Epithelzellen und Keimzellen eine Synapsiszone beobachtet. Das Chromatin lag hier excentrisch zusammengeballt. Es ist möglich, dass hier dieselbe Erscheinung vorlag, wie bei Giardina, die vielleicht wegen geringerer Grösse der Elemente, oder aus anderen Ursachen nicht so deutlich geworden ist. Paulcke (pag. 190) fasst diese Zone als Gebiet auf, in der nur wenige karyokinetische Teilungen vorkommen, nämlich die der zukünftigen Eizellen. Bei den Elementen, die zu Nährzellen werden, trete Amitose ein. Nach der Synapsiszone Differenzierung in Ei- und Nährzellen. Nach Paulcke steht die Zahl der Nährzellen mit der zu produzierenden Eiermenge zusammen. Hier bei Apis sind es 48 Nährzellen, die auf ein Ei kommen! Jedes Ei wird sodann vom Follikel-epithel eingekammert (Eikammer); durch einen Fortsatz steht

das Ei mit der Gruppe der zugehörigen Nährzellen in Zusammenhang (Nährkammer). Bei Beginn des Ernährungsprozesses werden die Kerne der Nährzellen lappig, es findet Einströmen des Nährzellencytoplasmas statt; die Kernfragmente werden gleichfalls aufgenommen. Das gesamte aufgenommene Material erfährt weitere Umwandlungen, die eigentliche Dotterbildung tritt ein. Charakteristisch ist, und Verf. bestätigt Korschelts frühere Angabe für dies Objekt (pag. 186 ff.), dass das Keimbläschen dem Nahrungsstrom entgegen wandert, ja fast in den Fortsatz zu liegen kommt, der sich aus der Eikammer zu den Nährzellen erstreckt. Währenddes ballt sich im Keimbläschen das Chromatin „in der Mitte des Kernes zu einem wenig distinkt geformten Klümpchen zusammen, aus dem sich ein grösserer heller Keimfleck und neben diesem eine Anzahl kleiner meist runder Kernkörper bilden . . .“

Schliesslich (pag. 188) werden die gesamten Nährzellen in das Ei aufgenommen, das sich ungeheuer vergrössert. Wie es Lécaillon (s. o.) angiebt, so ergibt es sich auch aus Paulckes Figuren, dass das Keimbläschen winzig klein bleibt. (cf. auch Claypole oben). Sollte es wirklich von so gewaltigem Einfluss auf das individuelle Leben dieser Riesenzelle sein? Oder ist es nicht viel eher ein Ort, indem die Erbmasse — fast möchte man sagen parasitär — möglichst günstig und gut ernährt ausdauert, bis sie wieder in Thätigkeit tritt? Diese Auffassung wird gerade durch das Insektenovarium so ausserordentlich nahe gelegt.

Mollusken und Tunicaten.

Ich fasse diese beiden grossen Abteilungen zusammen, weil nur wenig über sie zu berichten ist. Von neueren Arbeiten sind nur die von Obst (99) und Stauffacher (94), für Mollusken und die von Bancroft (99) für Ascidien zu erwähnen.

Ältere Arbeiten sind die von Flemming (74 und 75), v. Ihering (77) und Platner (86). Von diesen möchte ich nur einen für die Dotterbildung wichtigen Punkt hervorheben, den v. Ihering erwähnt. Hier ist es bei Scrobicularia das umgebende Epithel, das durch einen Stiel mit dem Ei zusammenhängt. An diesem Stiel entwickelt sich das Ei, das erst durch die Dotterhaut sich allmählich davon abschnürt. In den Stielen findet Zuführung von Dotter statt. Die Stelle des letzten Zusammenhanges bleibt als Mikropyle bestehen.

Die ernährende Funktion des Ovarialepithels in vollem Umfange wird in der oben ausführlicher erwähnten Arbeit von de Bruyne (98) auch für die Mollusken geschildert.

Die Angaben, die man der grossen Arbeit von Stauffacher (94) über Eibildung und Furchung von *Cyclus cornea* über unser engeres Thema entnehmen kann, sind sehr spärlich. Die Ureier besitzen einen Nucleolus und Chromatin, das kein fädiges Gerüst bildet, sondern eine Menge grösserer und kleinerer Körnchen. Bei dem Wachstum des Eies wird der Nucleolus grösser, bleibt aber in der Einzahl. Später verdoppelt er sich, wie Verf. meint durch Knospung. An den auseinanderweichenden Nucleolen treten Färbungsunterschiede ein, indem der kleinere sich stärker färbt, der grössere schwächer und dabei fein granuliert erscheint. Gegen Ende der Reifung schwindet der doppelte Nucleolus.

Was Obst (99) über Mollusken sagt, gleicht im grossen und ganzen dem, was er bei Arachnoiden gefunden hat und braucht unter dem Hinweis auf pag. 736/37 nicht ausführlicher wiederholt zu werden.

Ich wende mich nun zu der Beschreibung, die Bancroft (99) von der Ovogenese der *Tunicate Distaplia occidentalis* Ritter N.S. giebt, die wiederum weniger wegen etwaiger interessanter Vorgänge im Keimbläschen, als vielmehr wegen des Mechanismus der Dotterbildung wichtig ist.

Im Keimbläschen bestehen ursprünglich periphere Körnchen (— also schon weit vorgeschrittenes Stadium! —) von denen eines zum Nucleolus wird. Später findet sich ausserdem ein feines Netzwerk mit zarten Körnchen. Dieser durch Hämatoxylin undifferenziert dargestellte Kerninhalt erscheint differenziert bei Methylgrün — S-Fuchsin; es wird dann das Netzwerk rot, der Nucleolus grün. Später ist der Nucleolus selbst sogar different gefärbt. Der Mantel und die innere Substanz bläulich, besondere, eingelagerte Körner grün. Zu Zeiten sind diese grünen Körnchen überhaupt das einzige, was sich sinaragdgrün färbt. Bancroft hält sie dennoch für reines Nuclein.

Ganz so sicher scheint diese Diagnose nicht zu sein, da Bancroft auf der anderen Seite feststellen muss, dass dieselben Körnchen zweifellos eine Albuminreaktion geben (Berlinerblaureaktion). Er meint nun dass die Methylgrünreaktion „zuverlässiger“ sei; indes hat Carnoy mit Recht gesagt, dass nur bei Übereinstimmung aller mikrochemischen Reaktionen ein Körper eindeutig diagnostiziert werden dürfe. Im vorliegenden Falle hätte Bancroft doch berücksichtigen müssen, dass all

diese Dinge für frisches Material gelten, dass vor allem die Reaktion mit Berlinerblau an Alkoholmaterial angestellt werden muss und dass an fixiertem Material die Annahme von Methylgrün und Fuchsin allein kaum für die chemische Zusammensetzung beweisend ist. Über die schliesslichen Schicksale der Keimbläschenelemente giebt Bancroft nichts an, namentlich bleibt es ungewiss, wie die Beziehungen zwischen den — angeblich einzig das Nuclein enthaltenden — Körnchen und den Chromosomen der Richtungsspindel sich gestalten (pag. 105).

Seit Längerem hat man nun am Ei der Tunicaten eigentümliche Zellen bemerkt, die sich wie Follikelzellen vom Ei abschnüren und die sehr lange erhalten blieben. Mehrere Forscher, vor allem v. Kupffer, hatten die Ansicht geäußert, dass diese Zellen zur Testa des Tieres würden, woher auch ihr Name „Testazellen“ entstanden ist. Diese Ansicht wurde auch zurückgewiesen (z. B. v. O. Hertwig) und angegeben, dass es sich um später zu Grunde gehende Zellen der Eianhänge und Umhüllungen handle. Es wäre eigentlich kaum zu begreifen, dass Gewebszellen des Mutterorganismus, also nicht aus neuer Befurchung und neuem Furchungsmaterial entstandene Zellen zu Gewebsbestandteilen des neuen Tieres werden sollten. — Bancroft geht unter ausführlicher Besprechung der Litteratur auf diese Frage ein und schildert die Verhältnisse folgendermassen.

Im Ei findet eine doppelte Dotterbildung statt: eine periphere und eine centrale um den Kern herum. Diese letztere beginnt mit einem homogenen Mantel rings um den Kern. Der Kern verliert seine Membran dabei nicht, morphologisch tritt kein Inhalt nach aussen. Das Keimbläschen wird nur kleiner, was Bancroft auf Stoffabgabe bezieht. Es wäre dies also eine dotterkernähnliche Bildung. Indes kommt dieser Dotterkern erst zur Erscheinung, nachdem bereits peripherisch Dotter entstanden ist. Dieser peripherischen Dotterbildung gehen aber Veränderungen der Testazellen vorher. Nach Bancroft stammen diese Zellen aus dem Follikelepithel. Sie begeben sich ins Innere und unterliegen hier deutlich Degenerationsvorgängen, verlieren ihren Kern und werden vakuolisiert. Zur gleichen Zeit beginnt die Dotterausscheidung an der Peripherie des Eies. Bancroft meint nun, diese Zellen führten dem Ei Nahrungsstoffe zu; sie finden sich als degenerierte Elemente allerdings noch später unter dem Follikelepithel, indes hebt Bancroft, wie ich glaube, mit Recht hervor, dass Zellen unmöglich noch fernerhin für den Embryo eine Rolle spielen könnten, die als kräftige Zellen aus dem Follikelepithel entstanden und dann so ausgeprägter Degeneration verfallen wären (pag. 88). Durch

Zusammenfassung all seiner Beobachtungen kommt Bancroft zu dem Schluss (111) that the „Test“cells are particularly active in conveying nourishment to the ovum in the early stages, whereas the nucleus exerts its principally activity in the later stages in converting this material in yolk. Diese Auffassung stimmt mit der anderer Autoren überein. Was die Testazellen anbelangt, so wären sie also, ohne dass Bancroft darauf eingeht, den Nährzellen der Insekten homologe Bildungen.

Wirbeltiere.

a) *Amphioxus* und *Cyklostomen*.

So zahlreich die Untersuchungen über *Amphioxus* auch sind, — soweit mir bekannt geworden, ist ausser einer ganz alten Beobachtung von Müller, nichts gerade über die in Rede stehende Periode der Eientwicklung veröffentlicht worden. Sobotta (97) sagt von dem reifen Ei, dass es einen grossen, hellen Kern mit einem geradezu riesigen Nucleolus besitze.

Dasselbe gilt von den *Cyklostomen*. Nur Dean (00) hat unreife Eier von *Myxine*, aber auch nur makroskopisch beschrieben.

Zur Ausfüllung dieser Lücke und weil ich gerade die Untersuchung einer phylogenetisch wichtigen Stammform für geeignet hielt, einige Aufschlüsse über das Wesen der Eireifung zu liefern, bin ich selbst seit einiger Zeit mit dieser Frage beschäftigt. Die Schwierigkeit dieser Untersuchung liegt in der Beschaffung des Materials, worüber ich mich an anderer Stelle (01) geäussert habe.

Das Material für meine Untersuchungen verdanke ich in erster Linie dem Rat und der That des erfahrenen Ichthyologen, des Herrn Lehrer Schikora in Haynau bei Liegnitz, der mich freundschaftlichst bei meinen Bemühungen unterstützte und dem ich an dieser Stelle meinen herzlichen Dank abstatten möchte. Nicht nur seine sachliche Hilfe, sondern auch seine mündlichen und schriftlichen Mitteilungen über seine Erfahrungen beim Fangen und Züchten der *Petromyzonten* sind mir von Wert gewesen. Ich hätte ohne ihn meine Untersuchungen kaum beginnen können. — Auch Herrn Geh. Rat Nitze von der Forstakademie zu Tharandt danke ich bestens für das *Ammocoetes*-material aus dem Schlossteiche von Tharandt.

Die äussere Erscheinung der *Petromyzoneier* weicht kaum von der eines *Selachier* und *Amphibieneies* ab. Mit letzterem hat es den Typus totaler, inaequaler Furchung gemeinsam. Dennoch finden sich ausserordentliche Abweichungen in den histologischen Vorgängen der Reifung. Ich muss die Ursachen dieser Abweichung erstens in der phylogenetischen Stellung des Tieres, zweitens in den biologischen Verhältnissen der Eiablage selbst sehen, wodurch bewiesen wäre, dass keines-

wegs Interpretationsversuche hinreichen, die sich auf das gerade unter dem Mikroskop liegende Ei und Keimbläschen beschränken. Im Gegensatz zu den periodisch vielmals während des Lebens laichenden Fischen und Amphibien, laicht *Petromyzon* ein einziges Mal, um dann zu sterben. Während eines langen Larvenlebens entstehen die Eier und wachsen zu makroskopisch kaum sichtbaren Gebilden heran. Erst nach der Metamorphose finden sich dotterhaltige Eier, die dann vom Anfang August bis zum Anfang Mai neun Monate hindurch der völligen Reife und der Befruchtung entgegen gehen.

Obwohl ich die nötigen Stadien bereits gesammelt habe, war es mir doch erst möglich einen kleinen Teil davon zu untersuchen. Die Ergebnisse davon teile ich hier kurz mit. Bei einer 6,5 mm langen Larve fand ich keine Spur einer Anlage von Sexualdrüsen. Bei 1 cm langen *Ammocoetes* ist sie als eine scheinbar unpaare Anlage vorhanden, jederseits zwischen den Fettkörpern und Urdarmen, ventral von der grossen Arterie und dorsal vom Darm. Die Differenzierungsvorgänge sind noch nicht genügend erforscht. Die kleinsten Ovocyten fand ich in einem 9 cm langen *Ammocoetes* (2 Jahre alt?). (Indes waren in einem anderen erst 6 cm langen Tier bereits Spermatogonien vorhanden.) Ein wenig ältere Eier eines 11 cm langen *Ammocoetes* habe ich anderweitig (02) beschrieben und auf Tafel XVI. Fig. 21 a und b photographisch wiedergegeben¹⁾. Ich fand dort folgendes: An der Kernmembran liegen feine Chromatinkörnchen, die mit zarten Fäden in Zusammenhang stehen. Diese Fäden führen in unregelmässiger, netzartiger Anordnung centralwärts zu einem ungeheuren Nucleolus, mit dem sie in Zusammenhang stehen. Sie bilden auf seiner Oberfläche eine zarte differente Lage und gehen auch in eine Substanz über, die das Innere des Nucleolus in verschiedener Weise vakuolenartig erfüllt. An manchen Stellen ist der Nucleolus oberflächlich eröffnet, sodass die eingeschlossene Substanz dadurch frei wird. Das Verhalten Farben gegenüber ist folgendes: Delafield'sches oder auch Hansensches Hämatoxylin (nach Zenker-Fixation), 2–5 Minuten progressiv angewendet, bringt die gesamten beschriebenen Teile zur Anschauung, das Netzwerk und die Einschlüsse

¹⁾ In meinen oben erwähnten Mitteilungen über Vorkommen, Fang etc. der Neunaugen (01) habe ich auf pag. 136 gesagt, dass ich selbst ausgewachsene Querder ohne mit blossem Auge sichtbare Geschlechtsprodukte fand und in einer Anmerkung erwähnt, dass Benecke über „kleine, durchsichtige Eier des Querders“ spricht. — Ich kann nach meinen fortgesetzten Beobachtungen sagen, dass man allerdings, wenn man einmal weiss, wo man zu suchen hat, auch bei Querdern die Genitaldrüse als einen langen, zarten Strang auffinden und herausnehmen kann, aber bis zu dem perlartigen Aussehen der Ovarien erwachsener Tiere fehlt noch viel.

des Nucleolus indes sehr blass; ähnlich wirkt Saffranin. Thionin, ohne jede Differenzierung angewendet, färbt nur den Nucleolus und feine Körnchen an der Peripherie. Das Fadenwerk und die Einschlüsse des Nucleolus bleiben ungefärbt. Bei Kombination der Heidenhain'schen Methode mit Pikrorubin gelingt es, die Fäden und Einschlüsse rosa, den Nucleolus schwarz zu färben. Bisweilen haftet auch die Pikrinsäure in den Vakuolen des Nucleolus.

Untersucht man Eier nach der Metamorphose, so ist der Zustand des Keimbläschens noch ebenso. Bei Eiern von *Petromyzon fluviatilis* indes vom Ende Oktober, d. h. bei Eiern, die ca. 3 Monate nach der Metamorphose und 6 Monate vor dem Laichen waren, fand sich nun überhaupt im Keimbläschen nichts als ein grosser, sehr seltsam geformter Kernkörper. In diesem Zustande sind die Keimbläschen auch noch im März kurz vor der Reife.

Es geht somit die Tendenz dahin, während des gesamten mehrere Jahre langen Lebens einer Eizelle die chromatische Substanz von einem netzförmigen Zustand in einen kugeligen überzuführen, in dem sie dann äusserst träge beharrt. Über die Differenzierung der Follikelzellen, die Dotterbildung und den Übergang des Nucleolus in die Chromosomen der Richtungsspindel hoffe ich im Laufe des nächsten Jahres Genaueres mitteilen zu können.

b) Selachier, Teleostier, Lepidosiren.

Auf die im Jahre 1892 erschienene Untersuchung Rückerts brauche ich hier nicht mehr genauer einzugehen, nachdem dies bereits in der Einleitung geschehen ist. Es sei nur an zweierlei erinnert. Erstlich hat Rückert den Einfluss der Fixierungsmittel auf das Bild des Keimbläschens für so wichtig gehalten, dass er ausdrücklich darauf hinweist. Er hat bei Anwendung von Sublimat (92 pag. 45 u. 46) ausser den Nucleolen nur feinste Fäserchen gesehen, bei Anwendung von Flemmingscher Flüssigkeit hingegen selbst in der Periode feinsten Verteilung die Züge der Chromosomen herausgefunden. Zweitens sind es nun diese Chromosomen, an denen Rückert Längsspaltung beobachtet hat. Er sagt demgemäss (pag. 51): „Das Keimbläschen der Eimutterzellen von Selachiern ist in Bezug auf sein Chromatingerüst als ein zu enormen Dimensionen heranwachsender Tochterknäuel des Ureies anzusehen, dessen Chromosomen verdoppelt und paarig angeordnet sind“.

Es ist dies ausser der von Häcker und Rückert selbst bei Copepoden gemachten Erfahrung, die einzige dieser Art, worüber das pag. 16—18 Gesagte zu vergleichen ist.

Hieran wären zunächst die Arbeiten von Cunningham (98) und Fulton (98) über Teleostier anzuschliessen.

Cunningham hat Scholle, Trigla, Flunder, Steinbutte untersucht; seinen von Carnoy unabhängigen Untersuchungen kommt grosse Bedeutung zu. Er findet als junge Stadien beim Flunder ein schwach gefärbtes Kernnetz, einen stark gefärbten Nucleolus, später ein stark gewachsenes Keimbläschen, mehrere kleine Nukleolen an der Peripherie — im Innern ein Netzwerk mit einzelnen stärker gefärbten und deutlicheren Streifen (pag. 143). Bei der Scholle beschreibt er ein späteres Stadium. Dotter ist noch nicht gebildet. Im Kern zwei Zonen. In der centralen liegen Fäden, aus einzelnen geraden und gebogene nStücken bestehend, von unregelmässiger Richtung. Mit Immersion erscheinen sie federartig. Die peripherische Zone fein-retikulär. Verf. erklärt die beiden Zonen nicht durch Konzentration, sondern durch Wachstum des Keimbläschens, wobei das Chromatin an seiner Stelle bleibe (pag. 144). Während der Dotterablagerung wandern die Nucleolen ins Centrum (pag. 145). Auf Taf. IV in Fig. 27 ist dann ein Keimbläschen dargestellt (Erklärung auf pag. 145), das Carnoys Bildern auffällig gleicht. Keine distinkten Chromosomen, Nucleolen mit Fadenstücken im Zusammenhang. In Fig. 29 sehen wir ein Keimbläschen der Steinbutte (Erklärung auf pag. 146/147), das einen Ring von rutenförmigen, stark färbbaren Fäden zeigt. Diese Fäden stellen nach Cunninghams Vermutung einen Übergang der aus Nucleolen entstandenen Fäden in die feinfädige Chromatinmasse dar. Der Verf. bemerkt schliesslich noch ausdrücklich (pag. 158), dass er „could not resolve the network into a continuous filament or into separate chromosomes“. Seine Ergebnisse gleichen somit in allen wesentlichen Stücken den Ansichten, zu denen ich durch meine Untersuchungen geführt worden bin.

Fulton (60, 1898) hat Ovarium und Ovarialeier von *Lophius piscatorius* und *Zeus faber* untersucht. Sein Material war offenbar hervorragend gut fixiert. Er beschreibt zunächst ein zartes Netzwerk, dann Bildung von Nukleolen aus diesem Netzwerk; diese wachsen und wandern zur Peripherie, während das Netzwerk feiner wird (pag. 127). In dotterreichen Eiern sammeln sie sich in der Mitte und scheinen dort Umwandlungen einzugehen, da sie sich in kleinere granulierte Körper umwandeln, und da ausserdem im Innern solche Körper vorkommen, zahlreich, viel kleiner und zu Schlingen und Knoten geordnet. Auf Taf. III sind solche Bilder dargestellt (Fig. 14), ferner in Fig. 7 die Auflösung (oder Zusammenschluss? Ref.) eines Nucleolus in einen Körn-

chenhaufen. Bilder, die sich mit den Carnoyschen vergleichen lassen, finden sich dann auch auf Fig. 5, 9, 12 und 6.

An dieser Stelle möchte ich einer gleichfalls an Teleostiereiern angestellten Untersuchung von Milroy (98) gedenken, die rein chemisch die Veränderungen während des Wachstums zu bestimmen sucht. Diese Veränderungen sind folgende:

1. Das Ei erwirbt grösseres Volumen.
2. Vergrößerung des spezifischen Gewichtes.
3. Grösseren Prozentgehalt an Wasser.
4. Desgl. an Chloriden und Albuminen.
5. Desgl. an organisch gebundenem Phosphor.

Milroy stellte bezüglich des letzten Punktes fest, dass in unreifen Teleostiereiern Ph zwar in anorganischer und organischer Form gebunden sei, ebenso in reifen, dass jedoch hier sich das Verhältnis zu Gunsten des organisch Gebundenen verschoben habe. Die Entstehung dieser organischen Phosphorverbindungen, welche Vorstufen des im Vitellin enthaltenen Paranucleins sind, ist nun höchst wichtig, denn es fragt sich, ob diese Vorläufer des Paranucleins im Ei entstehen oder von aussen zugeführt werden. Durch Untersuchungen der Diffusionsverhältnisse in destilliertem Wasser hat Milroy nun herausgefunden, dass durch die Eihüllen hindurch nur organisch gebundener Ph. diffundiere. Zweitens untersuchte er die Zusammensetzung der Ovarialflüssigkeit und fand auch den in ihr enthaltenen Ph nur organisch gebunden. Somit giebt es für die Anreicherung des Eies an organischen Ph-Verbindungen nur zwei Möglichkeiten. Entweder werden anorganische in organische übergeführt, wofür nach Milroy kein Beweis vorliegt. Hingegen spricht alles für die zweite Möglichkeit, dass organischer Phosphor von aussen hineindringe, um im Ei selbst — Verf. meint durch die Thätigkeit der Granulosazellen — zur Vorstufe des Dotters umgewandelt zu werden.

Neuerdings hat Gross (99), ein Schüler Hofmeisters, die Zusammensetzung des Hühnereidotter untersucht und kommt zu Schlüssen, die zu denen der ihm wohl unbekannt gebliebenen Arbeit Milroys durchaus stimmen. Das Ovovitellin ist nach Gross ein Körper (pag. 27), der an Eiweiss gebunden Nuclein und einen anderen Ph-haltigen Körper enthält. Die Prozentverhältnisse dieser Stoffe sind annähernd dieselben, wie die für den Dotter aus Eiern der Knorpel- und Knochenfische angegebenen.

Wir werden uns hieran im Schlusskapitel zu erinnern haben, wenn wird die Entstehung des Dotters im Ei uns klarzumachen versuchen wollen.

Die jüngste über Teleostier handelnde Arbeit stammt von Stéphan (02), der Barsche (*Serranus cabrilla*) und Brassen (*Sargus annulata*) untersucht hat. Ich erwähne sie nur der Vollständigkeit halber, nicht weil ich meine, dass sie von irgend welchem Wert für die Frage sei. Sie ist in Darstellung und Figuren lückenhaft. Notwendige Stadien sind entweder nicht beobachtet oder nicht abgebildet. Nicht einmal die Art der Fixierung ist angegeben. Nach der geistvollen Untersuchung von Cunningham und der klaren Darstellung von Fulton sind diese Angaben wenig brauchbar. In den jüngsten Eiern soll ein chromatisches Gerüst bestehen. Dies sehen wir aber nicht, erfahren auch über die Art, wie es untergeht, nichts Genaueres. Den ersten Zustand, den Stéphan abbildet (Fig. 1), erklärt er so (pag. 24): *Le réseau chromatique disparaît ensuite et il ne reste plus qu'une substance se colorant comme les substances plasmatiques, qui remplit toute la vésicule et dans laquelle est plongée une tache germinative.*

Er beschreibt ferner zusammengesetzte Nucleolen, deren Leiber sich bald trennen, bald vereinigen; die verschiedenen Nucleolen nehmen sehr variable Formen an. Er nimmt für die Plastinnucleolen amöboide Bewegungen in Anspruch und vergleicht sie mit Bindegewebszellen, deren „Kern“ in diesem Falle ein „Nucleineinschluss“ wäre. Ebenso wie anfänglich wird auch weiterhin das Schicksal der fädigen Struktur berücksichtigt. Es heisst da lediglich „*Sans vouloir nous prononcer sur la présence ou absence (!) dans la vésicule germinative, des chromosomes en tout qu'individualités, nous devons bien admettre que la plus grande masse de la chromatine du noyau est en ce moment contenue dans les nucléoles.*“

Erwähnenswert, wenngleich neuerdings nicht wieder bestätigt, ist eine ältere Angabe von Beddard (86) über Lepidosiren. Er schildert dort, wie die Dotterbildung von der Peripherie aus beginne, die Follikelzellen die Dotterkugeln bildeten, dass ein reichliches Gefässnetz die Oberfläche des Eies überkleide, und gleichsam eine Sekretion der Dotterelemente ins Cytoplasma erfolge.

c) Amphibien.

Die älteren Arbeiten über Amphibien von Fick, Schultze, Iwakawa, Jordan will ich hier übergehen; die Untersuchung von Born (94) habe ich in der Einleitung als diejenige gekennzeichnet, die den Ausgangspunkt für alle neueren Darstellungen gegeben hat, indem selbst diejenigen Beobachtungen, die in Zweifel gezogen werden konnten, gerade ihrerseits wieder der Anstoss zu neueren Bemühungen wurden.

Diese Arbeit von Born ist so bekannt, seine Abbildungen durch Lehrbücher so verbreitet geworden (Hertwigs Entwicklungsgeschichte, Häckers Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre), dass ich zumal mit Rücksicht auf das in der Einleitung Gesagte einer weiteren Darstellung hier überhoben bin und nur einige für unsere weitere Besprechung wichtige Punkte hervorheben möchte.

1. Nach Born ist das Chromatin, das in den Chromosomen der Richtungsspindel erscheint, morphologisch das gleiche, wie dasjenige des letzten Spirems der Oocyten.

2. Auffällig ist, dass Born keinerlei Mitteilungen über gröbere Veränderungen an den Nucleolen macht. Er bespricht nur ihre Wanderung an die Peripherie, dann wieder ins Centrum; ferner dass sie gelegentlich ablassen. Er beschreibt ferner und zeichnet eigentümliche blasse, körnige Flecke im Innern des Keimbläschens, über deren Entstehung und Bedeutung er keine Vermutung äussert.

3. Die einzige Hypothese, die Born über die Rolle der Nucleolarsubstanz ausspricht, fällt mit der über die Bedeutung des gesamten Eireifungsvorganges zusammen. Er meint, dass die feine Verteilung des Chromatins nur eine Steigerung des gewöhnlichen Ruhestadiums sei. Im Gegensatz zu den Stadien der Kinese, vermöge allein während des Ruhestadiums der Kern für das individuelle Leben der Zelle zu sorgen, während jene Stadien vielmehr der Fortpflanzung dienen. Sei nun schon das Ruhestadium des Kerns ein Stadium der Thätigkeit für Assimilation und Wachstum des Zelleibes, so sei es erst recht dieses Stadium allerfeinster Verteilung. Es trete deshalb ein, weil während der Eireifung in der Zelle besondere vegetative Thätigkeit zu entfalten wäre. Die Nucleolen spielen in diesem Zusammenhang nur die Rolle, dass sie sich zur Peripherie begeben, um dort besser auf das Cytoplasma einwirken zu können.

4. Born giebt endlich noch einen Hinweis auf eine etwaige phylogenetische Entstehung des Prozesses, indem er andeutet, dass er erst im Laufe der Wirbeltierreihe entstanden sei, denn Amphioxus besitze dies Stadium nicht, der noch keine dotterreichen Eier habe. Einen ähnlichen Gedanken hatte kurz vorher Häcker (93) geäußert.

Mewes (95) glaubte wohl mit Recht, diese Bornsche Ansicht durch einen interessanten Befund stützen zu können. Er beschreibt in jungen Eiern von Salamandra eigentümliche mitotische Prozesse, die den Anlauf zu einer Teilung bilden, die aber zu später degenerierenden Zellen führten. Mewes steht mit Born gegen Rückert auf dem Standpunkte, dass die Reifungserscheinungen von einem Ruhestadium aus-

gehen. Er ist der Ansicht, dass die ganze Reifung dazwischen geschoben und der von ihm beobachtete Vorgang ein phylogenetischer Rückschlag sei, der unter abnormen Lebensbedingungen eintrete.

Durch welche Punkte sich die im Jahre 1897 erschienene Arbeit von Carnoy im einzelnen von der Borns unterscheidet, habe ich in der Einleitung gesagt und kann hier um so eher darauf verzichten, als ich weiter unten seine und Lebruns jüngste Darstellung eingehend zu referieren haben werde. Auch hier will ich wie bei der Bornschen Arbeit mich auf Hervorhebung der wichtigsten Punkte beschränken.

1. Nach Carnoy ist das Chromatin, das in den Chromosomen der Spindel erscheint, nicht dasselbe, wie dasjenige des letzten Spirems der Ovocyten. Die Kontinuität des Chromatins erleidet eine Unterbrechung, indem die chromatische Masse mehrfach in wechselnd entstehende und vergehende Nucleolen umgelagert wird.

2. An den Nucleolen beschreibt Carnoy eine Entstehung aus den Trümmern der chromatischen Substanz, eine Umbildung in neue fädige Substanz.

3. Nach Carnoy ist der morphologische Begriff „Chromatin“ gleich dem chemischen Begriff „Nucleïn“. Alle an die Wirksamkeit des Chromatins geknüpften Vorstellungen müssen nach Carnoy an die Wirksamkeit des „élément nucléinien“ geknüpft werden. Das Nucleïnelement ist im Keimbläschen, an einen Eiweisskörper gebunden, als ein Nucleohiston vorhanden. Es kommt morphologisch entweder fädig zur Erscheinung oder in Form von Nucleolen. Nach Carnoy sind die Nucleolen des Eies durchweg Nucleïnnucleolen.

4. Ausser dem Nucleïnelement existiert nach Carnoy im Keimbläschen ein Plastinnetz. Es bildet die Grundlage der Chromatinfäden und ebenso die Grundlage jedes Nucleïnnucleolus.

5. Über die Bedeutung dieses ganzen Vorganges äussert sich Carnoy nicht positiv, nur negativ. Im einzelnen betrachtet er die Nucleolen als Speicher und Laboratorien von Nucleïn. Ihre Lage an der Peripherie schreibe sich davon her, dass sie von aussen leichter Stoffe zur Nucleïnbildung aufnehmen. Es gehen ferner Nucleolen zu Grunde; deren Auflösungsprodukte treten in gelöster Form, nicht morphologisch nach aussen, um durch Beisteuerung der Paranucleïnsäure beim Aufbau des Dotters mitzuwirken.

Es war von höchster Bedeutung als Fick (97), der selbst als einer der ersten in früheren Jahren wichtige Erfahrungen über den Eireifungsprozess gesammelt und mitgeteilt hatte, nun auch sich zu Carnoys Arbeit äusserte. Er that dies in bestätigendem Sinne. „Wir sehen in

der That die merkwürdigen Federbesen, Lampenbürsten oder raupenähnlichen Chromatinfiguren mindestens zum Teil sicher aus den Nucleolen hervorsprossen. Es werden mehrere Generationen von Nucleolen und Chromatinfiguren hintereinander gebildet, sodass von einem Erhaltenbleiben des Kerngerüsts nicht die Rede sein kann.“

Fick vergleicht die Nucleolengeschlechter mit Truppenmanövrierformationen, die als Verband stets gleich, stets nach demselben Exerzierreglement exerzieren und doch aus anderem Inhalt bestehen. Der „Spiritus rector der Zelle“ sei das Exerzierreglement dieser Truppen (69). So bestätigt er denn auch Carnoys Ansicht von der Funktion der Nucleolen als Nucleinspeicher (70, 71). In ihnen befinde sich das Nuclein in Ruheform im Gegensatz zu den Chromatinfiguren, in denen es eine aktive Rolle spiele. In einem Punkte äussert er sich indes völlig abweichend von Carnoy. Dieser nämlich leugnete aufs allerbestimmteste den Austritt von Nucleolen in das Ei. Fick (72) hingegen sagte, dass in frühen Stadien Nucleolen in den Dotter auswandern; die Kernmembran stehe der Auswanderung nicht entgegen, denn in den Wachstumsstadien erscheine sie nur wie eine Grenzschicht zwischen zwei Flüssigkeiten. Auch dies steht im Widerspruch mit Carnoy, der stets die Existenz einer Kernmembran voraussetzt und ausserdem den Kerninhalt ausdrücklich nicht als flüssig, sondern als fest bezeichnet (97, pag. 204, 205).

An demselben Objekt, dem reifenden Tritonenei, habe ich selbst (02) die Angaben Carnoys in bestimmten Grenzen zu bestätigen vermocht. Es ist in der That so, wie Fick geäussert hat; nur glaube ich, dass Ficks oben citierte Worte recht streng aufgefasst werden müssen. Man sieht die Figuren „mindestens zum Teil sicher“ aus den Nucleolen herausprossen. Zum Teil gelingt dieser Nachweis nicht, zum Teil ist er aber auch auszuschliessen. Es ist mir nicht möglich gewesen nachzuweisen, dass das Netzwerk jemals völlig verschwindet und durch nucleolenentsprossene Figuren ersetzt wird. Jedesmal waren feinfädige Substanzen vorhanden, die auf frühere, gleichfalls fädige Substanzen zeigende Stadien zurückwiesen. Ich bin der Ansicht, dass die Bildung und Auflösung der Nucleolarsubstanz unabhängig von den Schicksalen des chromatischen Gerüsts erfolgt. Zum Zwecke der Ernährung des Chromatins detachieren sich besondere Elemente, nehmen an der Peripherie von aussen neue Stoffe auf und fügen sie nach bestimmten Umwandlungen dem Chromatin in fädiger Form neu zu. Der Funktion nach habe ich somit am Chromatin das Idiochromatin und das Trophochromatin unterschieden, die für gewöhnlich in den Chromo-

somen vereinigt sind, sich aber dann trennen, wenn die Erbmasse unter schlechtere Ernährungsbedingungen gestellt ist, sodass die trophochromatische Substanz dann gleichsam als Lunge des Keimbläschens thätig wäre.

Es ist hier zu bemerken, dass die Entscheidung für oder gegen Carnoy lediglich davon abhängt, was man unter feinfädigem Zustand des Chromatingerüstes versteht. Dies ist der wichtigste Punkt der gesamten Eireifungsfrage. Carnoy bezeichnet dieses Gerüst als Plastingerüst; er hat es somit leicht zu behaupten, dass „Nuclein“ an seiner Bildung nicht beteiligt ist; und da er Nuclein-substanz und Chromatin identifiziert, so ist der Beweis vom Untergang des Chromatingerüstes natürlich geliefert. Nicht aber ist jene Voraussetzung etwa allgemein angenommen. Im Gegenteil: M. Heidenhain, vielleicht der trefflichste Kenner der Kernhistochemie in Deutschland, hat für diejenigen Kernstrukturen, die sich mit Plasmafärbstoffen färben, die Bezeichnung Oxychromatin geschaffen, und zweifellos handelt es sich bei der alten Auerbachschen Lehre von der Erythrophilie der weiblichen Geschlechtsprodukte, bei den feinfädigen Gerüsten Häckers, Rückerts, Borns und bei dem, was ich als Idiochromatin bezeichnet habe, um Oxychromatin. Es kommt zugleich zur Beurteilung aufs ernsteste in Betracht, was Kossel¹⁾ sagt: „In den Eiweissverbindungen der Nucleinsäure haben die Eiweisskörper die Eigentümlichkeit, den komplexen Verbindungen, denen sie angehören, ihre eigenen auffälligen Eigenschaften aufzuprägen. „Es ist oft schwierig zu erkennen, dass neben dem Eiweiss noch etwas anderes da ist.“ So kommt es wohl, dass diese „Platin“substanzen — zumal im fixierten Objekt! — Plasmafärbstoffe annehmen, ohne die Anwesenheit von „Nuclein“substanzen zu verraten. Carnoy hält und spricht viel von mikrochemischen Reaktionen. Er ist es völlig schuldig geblieben, dieses feinfädige „Platin“gerüst, in frischen, unfixierten Eiern mikrochemisch zu untersuchen. Seine mikrochemischen Reaktionen beschränken sich auf die Bestandteile, die man eben an unfixierten Keimbläschen sehen kann, das sind nur die peripherischen Nucleolen.

Ich habe eine Methode anzuwenden versucht (02, pag. 258), bei der man die Wirkungen von Reagentien am frischen Ei vollständig verfolgen kann. Die Ovarien wurden in toto verdaut, mit Salzsäure oder Kochsalz behandelt. Bestimmte Proben wurden dann fixiert, eingebettet, geschnitten und gefärbt. Nach fünfstündigem Aufenthalt in

1) Über Nucleine, XIV. Kongress für innere Medizin, 1906 pag. 184.

künstlichem Magensaft bei ca. 37° war in einem mittelgrossen Ei des Stadiums III von Born („feinste Verteilung“) das Gewirr feiner Fäserchen noch nicht angegriffen und gut färbbar. Ich nehme an, dass es auch länger nachweisbar geblieben wäre, wenn nicht allmählich das ganze Ei den Halt verloren und Detritus geliefert hätte.

Ein zweiter Punkt, den Carnoy nicht berücksichtigt, ist der, ob die Färbung ausschliesslich ein rein chemischer Vorgang ist, oder z. T. auch auf physikalischen Grundlagen beruhe. Färbt sich z. B. Nuclein-substanz typisch mit basischen Farbstoffen, selbst wenn sie auf einem Platingerüst in allerfeinster Verteilung ist?

Durch die neuesten Untersuchungen von Heidenhain¹⁾ ist es unwiderleglich nachgewiesen, dass zwischen den Anilinfarben und den Eiweissverbindungen absolut rein chemische Färbungen stattfinden. Doch gilt das im wesentlichen für Versuche im Reagensglas. Die Tatsache, dass in den Probereiweisslösungen selbst Spuren von Eiweiss ausgefällt wurden, wenn man die Farbe sehr verdünnte und das Gemisch ansäuerte, spricht eigentlich gegen eine physikalische Färbungstheorie. Jedoch ist dabei das fixierte Objekt nicht berücksichtigt, — nicht berücksichtigt ferner der eben erwähnte Satz Kossels, — nicht berücksichtigt endlich die Frage, wie nun die elektive Färbung in denjenigen Fällen stattfindet, wo an einer Substanz mit relativ grosser Oberfläche eine andere in Form feinsten Körnchen und Fädchen angeschlossen ist. Wird hier die basische Farbe unter allen Umständen an die feinsten Körnchen und Fädchen gehen oder werden auch diese vielleicht die saure Farbe festhalten, wie das tragende Gerüst selbst?

Diese Fragen hat Carnoy überhaupt gar nicht in Betracht gezogen und nach Konstruktion des „Plastin“ gerüstet ist jeder weitere Beweis als überflüssig beiseite gelassen worden.

Wir werden sehen, dass nach einer Anschauung von R. Hertwig (02) dieses sogenannte Platingerüst aus zwei Substanzen besteht, von denen die eine als Linin die Grundlage, eine andere, die „Nucleolar-substanz“ einen Belag bildet. Beide zusammen würden ein achromatisches Gerüstwerk bilden, dem in seiner äusserlichen Erscheinung das Carnoysche Platingerüst zwar gleiche, nicht aber in seiner Zusammensetzung, da es nur einem Teil (dem Lininanteil) entspräche. Ich habe diese Erörterung hier eingeschaltet, um später auf bereits Gesagtes zurückgreifen zu können. Zugleich steht sie hier gut am Platze,

¹⁾ M. Heidenhain, Über chemische Umsetzungen zwischen Eiweisskörpern und Anilinfarben. Arch. f. d. gesamte Physiol. Bd. 90 1902.

denn indem sie an die vorhergehenden Arbeiten anknüpft, ist sie geeignet auf die beiden Untersuchungen hinzuweisen, die hier schliesslich noch zu erwähnen sind: die von Bouin (00) und die weiteren von Carnoy und Lebrun selbst (00).

Bouin (00) beschreibt die Histogenese der weiblichen Geschlechtsdrüse von *Rana temporaria* und geht dabei auch auf die Reifungserscheinungen der Eier ein. Es wird nach ihm (pag. 330—337) der Chromatinknäuel unregelmässig, es entstehen Auswüchse, die körnig zerfallen. Die Körnchen sind mit basischen Farbstoffen färbbar. Sie liegen einem vorher undeutlichen, jetzt immer deutlicher sichtbaren Netz an, das sich mit sauren Farbstoffen färbt. Die basophilen Chromatinkörner lagern sich an Nucleinnucleolen an, oder bilden an den Knotenpunkten neue Nucleolen. Daneben treten auch vereinzelt sog. „echte“ (d. h. acidophile) Nucleolen auf. Auf der Höhe der Reifung enthält der Kern (pag. 325) „nucléoles chromatiques nombreux, nucléoles, qui contiennent la totalité de la chromatine du noyau“ (pag. 333). „Les nucléoles sont bien formés aux dépens de la substance chromatique, basichromatique du filament nucléinien, et ils présentent les réactions de la nucléine“ Die weiteren Umbildungen verheisst er in einer späteren Mitteilung zu schildern. Er deutet nur an (pag. 333): „Ces tâches germinatives subiront une série de transformations, que nous nous réservons d'étudier ultérieurement“.

An dieser Arbeit ist, soweit die hier besprochenen Fragen in Betracht kommen, lediglich die Terminologie unklar. Denn Bouin gebraucht Chromatin, Nuclein, Basochromatin derartig als Synonyma, dass bedauerliche Verwirrungen entstehen. Nach den oben wiedergegebenen Citaten gelangt er zu zwei Schlüssen. Das eine Mal (pag. 333) sagt er: „Nous confirmons ainsi les faits décrits par Carnoy et Lebrun chez les Urodèles.“ Bald darauf (pag. 335) indes betont er, dass nicht die ganze Substanz des chromatischen Knäuels verbraucht werde. Im Gegenteil, der Knäuel, seines Chromatins (soll heissen Nucleins?) beraubt, bestehe einige Zeit, scheinbar ohne morphologische Veränderungen erlitten zu haben. Er schliesst sich in dieser Hinsicht ausdrücklich an Rückert, Cunningham, Born und Jordan an, indem er zugleich seinen Gegensatz zu Carnoy betont. Ich meine, dass die Ergebnisse Bouins sich ausdrücken lassen, wie folgt: Der ursprüngliche Knäuel ist basophil. Diese Eigenschaft verliert er allmählich, indem basophile Körnchen sich zu basophilen Nucleolen zusammenschliessen. Alle basophile Substanz geht diese Metamorphose ein. Der Knäuel selbst

wird währenddessen acidophil. Wie sich nun die basophilen Nucleolen mit dem acidophilen Gerüst wieder vereinigen, ist von Bouin noch nicht beschrieben worden. Statt basophil könnte im Carnoyschen Sinne nun auch immer nucleinhaltig gesetzt werden. Ob indes der acidophile Knäuel das Plastingerüst Carnoys darstellt, ist aus den Gründen, die ich oben erörtert habe, zweifelhaft.

Die Darstellung, die durch Carnoy und Lebrun neuerdings von der Reifung des Eies der Anuren gegeben wird (*Alytes*, *Bombinator*, *Bufo*, *Rana*), versucht, dieselben Thesen zu beweisen, wie die frühere Arbeit. Sie besitzt auch dieselben Vorzüge und Mängel: Ungeheure Sorgfalt in der Verarbeitung reichen Materials, treffliche Zeichnungen auf der einen Seite — Lücken, Hypothesen und lockere Beweisführung auf der anderen Seite. Namentlich scheint mir ein Mangel der früheren Arbeiten hier besonders fühlbar: Die Seriation der einzelnen „Figuren“ ist nicht sicher. Der Leser sieht nicht ein, warum irgend eine abgebildete Serpentinafigur gerade aus Nucleolen entstanden sein muss und nicht irgend welchen bereits vorhandenen fädigen Strukturen ihr Dasein verdanken sollte. Dazu kommt, dass die Autoren selbst an mehreren Stellen die Schwierigkeit und Unmöglichkeit der Seriation zugeben. Ich werde nachstehend eine Reihe von Punkten aufführen, bei denen mir dieser und ähnliche Mängel besonders auffallend erschienen sind.

pag. 212/13 (*Alytes*) soll bei der Bildung des Centralkörpers sein fädiger Inhalt aus Zerfallsprodukten der sekundären Nucleolen bestehen, obwohl diese Fäden gerade so aussehen, wie die Fäden der vorhergehenden Figur.

An derselben Stelle heisst es: „*Ces boules, (d. h. die mit den Fäden verbundenen Körnchen der Auflösung der primären Nucleolen) ne se résolvent pas entièrement en filaments granuleux, elles se détachent bientôt de ces filaments, s'arrondissent et se dirigent vers la périphérie du noyau, ou elles deviendront des nucléoles secondaires.*“ An anderer Stelle übereinstimmend „... *Les nucléoles primaires ou secondaires peu importe (!) ont grossi . . . etc.*“ Dies ist ein ganz neues wie durch eine Hinterpforte eingeführtes Faktum. Es giebt also Nucleolen, die ohne fädiges Zwischenstadium dem Kern erhalten bleiben! Dasselbe findet sich pag. 218. *Les nucléoles qui en résultent et qui ont résisté à la dissolution, retournent déjà . . . vers la périphérie.*

pag. 217/18. Bei *Bombinator* wird in Fig. 17 ein „besonders beweisendes“ Stadium abgebildet, wo periphere Nucleolen jeder einzelne in seinem Inneren ein Fadenwerk zeigt. Im Inneren des Keimbläschen liegen ähnliche Filamente. Ein Zustand soll nun aus dem anderen entstehen.

pag. 220 bei *Bufo* fehlen in den Abbildungen offenbar Zwischenstadien, sodass bei einer Abbildung grosser Nucleolen gefragt werden kann: „*Sont-ils primaires ou secondaires? Nous avons tout lieu de croire qu'ils sont secondaires.*“

an derselben Stelle wird erklärt: „*Les fig. 20 et 21 montrent des œufs un peu plus âgés dont le noyau renferme deux gros nucléoles, laissant échapper de leur intérieur de long filaments chargés de granules.*“ In den Figuren ist jedoch nichts davon zu

sehen; nur solche Fäden in der Nähe von Nucleolen. Diese selbst sind absolut kompakt gezeichnet!!

Fig. 22 und 23 von *Bufo calamita* gelten als besondere Beweismittel für den Untergang des primitiven Gerüsts. Hier sieht man nämlich ein sehr elegantes zartes Netzwerk, das als — Platinnetz bezeichnet wird.

Auf pag. 227 wird festgestellt, dass bei *Bufo vulgaris* der ganze Prozess viel einfacher verläuft. Les nucléoles pour se résoudre n'emploient pas des modes différents suivant l'âge de l'œuf. Depuis les plus petits jusqu'aux adultes la marche du phénomène est identique — eine sehr wichtige Bemerkung, die zeigt, dass selbst bei so nahe Verwandten wie *Bufo calamita* und *Bufo vulgaris* Abweichungen erheblicher Art vorkommen.

pag. 230 berichtet ebenfalls eine interessante Thatsache, wie schnell nämlich oft die Umwandlungen geschehen. Die perimitotischen Nucleolen (d. h. die im Inneren ringförmig den Centalkörper umgebenden) erscheinen meist rund und ruhend. Ihre Umwandlung erfolgt sehr plötzlich zu der Zeit, wo das umklammerte Weibchen Eier ablegt, sodass die Verfasser lange Reihen von umklammerten Weibchen töten mussten, um die Stadien zu erhalten. — Dies diene zugleich als Beispiel für die beispiellos sorgsame Arbeit der Verfasser.

Ein mir sehr wichtig erscheinendes Eingeständnis finde ich auf pag. 242 (*Rana temp.*). Hier konnte in einem jungen Stadium nicht festgestellt werden, ob eine fädige Struktur primär ist, oder sekundär. Ferner konnte auch in diesem Falle niemals eine Nucleolenauflösung beobachtet werden. Verfasser ist also der Ansicht, dass hier das fädige Gerüst neben dem nucleolären fortbesteht. Es ist unbegreiflich, wie er trotzdem sagen kann diese Annahme . . . „ne nuirait en rien (?) que ce soit à la thèse générale que nous défendons, à savoir que les nucléoles de l'œuf sont l'élément nucléinien; c'en serait au contraire une confirmation (!)“ In der That: erst die thèse générale und dann die einzelnen Beobachtungen. Rückert soll nach Carnoy und Lebrun die Doppelchromosomen „imbu d'une idée“ gesehen und gezeichnet haben. Ich glaube, dass in der neuesten Publikation von Carnoy und Lebrun manche Einzelheit nur durch solche „idée préconçue“ zu erklären ist.

d) Sauropsiden und Säugetiere.

Es sind nur noch wenige Angaben, die den Rest dieser Darstellung ausfüllen, denn es ist auffällig, wie gering an Zahl die Untersuchungen über die Eireifung der Amnioten in neuester Zeit sind. Eimer (72) hatte bei mehreren Reptilien, (Eidechsen, Schildkröten,

Ringelnatter) von langen Jahren die Verhältnisse bei unreifen Eiern beschrieben, ohne dass natürlich Fragen, die uns heute beschäftigen, dabei in Betracht gekommen wären.

Von neueren Arbeiten ist zunächst eine kürzere Mitteilung von Mlle. Loyez (00) zu erwähnen, in der die Verhältnisse des Follikel-epithels einiger Reptilieneier geschildert werden. Gewisse Reptilieneier besitzen in ihrem Follikel-epithel zwei Arten von Zellen. Kleine und grosse. Letztere in mehreren Generationen. Sie sind gestielt. Der Stiel durchbohrt die Dottermembran und lässt sich bis in Cytoplasma verfolgen, auf der Höhe der Entwicklung fast wie ein Kanal. An der Stelle des Eintritts sieht man im Dotter dann stärker gefärbte Schollen liegen, die Verf. auf entleerten Inhalt der Follikelzellen deutet. Mit wachsendem Ei werden die Zellen aufgebraucht und durch neue ersetzt, die mitotisch in der Nähe des Eies entstehen und allmählich nach der Peripherie vorrücken (pag. 49/50).

Eine anscheinend ausführlichere Arbeit derselben Verfasserin über die Oogenese der Reptilien ist erst vor einigen Wochen erschienen (02), mir indes leider nicht zugänglich gewesen¹⁾.

Über eine Eidechsenart *Mabuia fasciculata* handelt die Untersuchung von Kohlbrugge (01), die wie mir scheint, wenig für die Frage Förderliches enthält. Interessant und wichtig ist die Entstehung der peripherischen Dotterablagerungen durch Aufnahme von Follikelzellen in das Cytoplasma, was durch zahlreiche Mitteilungen anderer Autoren an anderen, vornehmlich auch durch die erwähnten Mitteilungen von Mlle. Loyez an verwandten Objekten bestätigt wird. Die von Kohlbrugge gleichfalls beschriebene centrale Dotterbildung scheint mir nicht sicher bewiesen zu sein, weil der Austritt von Nucleolenmassen nach Auflösung der Kernmembran und ihr direkter Übergang in Dotterkugeln, wie sie vom Verf. geschildert werden, den Einwand zulassen, dass es sich nicht um wohl konservierte, sondern durch Fixierung und Einbettung geschrumpfte und zerrissene Eier handeln. (Vgl. meine genaueren Angaben 02, pag. 228 Anm. und 274.)

Eine wichtige Untersuchung über die Reifung eines Vogeleies verdanken wir Holl (90), weil hier lange vor Rückert und Born

¹⁾ Les premiers stades du développement de la vésicule germinative chez les Reptiles (Sauriens et Chéloniens). 6 Fig. Bull. Soc. Philom. Paris, Série 9, T. 4, Nr. 1, pag. 68–76.

Ich möchte anmerkungsweise hinzufügen, dass ich selbst in einem noch dotterlosen Ei von *Testudo graeca* kürzlich jene chromatischen, bürstenartigen Figuren gesehen habe, die auch bei der Reifung der Amphibieneier im IV. und V. Stadium auftreten. („Moosfiguren“ 02.)

Verhältnisse beschrieben worden sind, die die Grundzüge mit denen der Amphibien und Selachier gemeinsam haben. Bei jungen Eizellen des Huhnes ist der Kern bis auf das Kernkörperchen ungefärbt; erst bei langer Farbstoffbehandlung tritt ein Netzwerk auf. Bei fortschreitender Reife wird das Kernkörperchen unsichtbar, um später erst wieder deutlich zu werden. Zwar lässt Holl die Möglichkeit eines Beobachtungsfehlers offen, sagt indes, dass Untergang und Regeneration des Nucleolus keineswegs unwahrscheinlich seien. Nach den heutigen Erfahrungen werden wir diese Annahme für gesichert halten. In späteren Stadien der Reifung erscheint das Chromatin wieder deutlicher, indem es nun mehr und mehr sich im Centrum zusammenzieht. Dabei bilden sich Gerüststränge aus, mit Ausläufern, die ohne scharfe Grenze in die Mikrosomen des Kernsaftes übergehen. Aus diesen Strängen entwickeln sich schliesslich die sechs Chromosomen der Reifungsteilung.

Über Säugetiere endlich liegen ältere Untersuchungen von Loewenthal und Holl vor, denen eine jüngst erschienene von Winwarter in mehrfacher Hinsicht bedeutsam gegenübersteht.

Loewenthal (88) sah in den Ureiern der Katze Keimflecken mit Gestaltsverschiedenheiten: runde, längliche, Pseudopodien tragende, auch in Teilung begriffene. Ähnliche wurden beim Hund gesehen; beim Schwein finden sich eckige, kommaförmige, oder noch unregelmässiger gestaltete Nucleolen. Auch stäbchenförmige, bis hart an den Kernrand heranrückende Gebilde sind häufig vertreten.

Die Lage des Keimfleckes ist meist in der Nähe der Peripherie des Kernes. Bald breit anliegend, bald mit feinem Ausläufer, bald in einer Ausbuchtung des Kernes. In einem Falle lag der Nucleolus bei der Katze im Eileib. Verf. meint, dass zu bestimmten Zeiten der Nucleolus wandere, ob aus? ob ein? ist nicht sicher.

In dieser Hinsicht sah er eine Stütze darin, dass er feine durch Saffranin sich stark färbende Körnchen im Kern, ja auch im Zelleib beobachtete. In einigen Fällen war auch das Kernkörperchen granuliert und zeigte Verbindungen mit solchen Körnchen.

Sehr auffällig waren die Befunde, die Holl (93) am Ei der Maus machte. Hier findet sich im Urei ein chromatisches Netzwerk, mit stärkeren Chromatinmassen an den Knotenpunkten, ausserdem ein bis zwei Nucleolen, die bald kuglig bald unregelmässig gestaltet sind. Die Netzfäden stehen damit im Zusammenhange. Nun geschieht zweierlei. Erstens verdünnt sich das Fadenwerk und verschwindet. Zweitens wächst der Nucleolus mächtig heran, differenziert im Inneren körnige

Gebilde, die austreten und mit den Fäden des Netzwerkes sich verbinden. Es entstehen aus dem Nucleolus einige starke Chromatinbrocken und werden schliesslich, wenn das Keimbläschen sich auflöst, zu den Chromosomen der Spindel. Hier lag also ein Fall vor, in dem ein Teil des Chromatins scheinbar unterging, ein anderer, der für die Richtungs- teilung wichtige, während eines grossen Teiles der Reifung in einem Nucleolus aufgespeichert war. Holl fasste daher diesen Teil der chromatischen Substanz als den wichtigsten auf, jenen anderen fädigen hingegen als Nahrungsmaterial der Chromosomen (pag. 281).

Für menschliche Eier gelten nach Holl (pag. 290—92) ähnliche Verhältnisse.

Vergleichen wir hiermit die neuesten Untersuchungen von Winiwarter (00) über Kaninchen und Menschen, so zeigt sich im grossen und ganzen eine Bestätigung, im einzelnen hingegen die Thatsache, dass die Veränderungen doch noch bedeutend komplizierter verlaufen, als Holl angenommen hatte. Der wichtigste Unterschied wäre, dass nach Winiwarter das Kerngerüst nicht untergeht, wie Holl wollte, sondern sich für eine gewisse Periode in einen mächtigen centralen Körper zusammenzieht. Diesen Zustand bezeichnet Winiwarter als den der Noyaux synaptènes. Es entspricht diese Synapsis der von Giardina bei *Dytiscus* beschriebenen *Sinapsi di accrescimento*. Wenn man diesen centralen Chromatinklumpen mit jenem von Holl beschriebenen Chromatinnucleolus identifizieren darf, so würden beide Darstellungen in wesentlichen Zügen übereinstimmen. Im einzelnen weist dieser Prozess beim Kaninchen sehr viele Phasen auf, die Winiwarter mit besonderen Bezeichnungen zu charakterisieren sucht. Noyaux protobroques sind Kerne, wie sie zu Beginn der Reifung vorkommen (Ureier von Holl) mit feinem Gerüst, einzelnen unregelmässigen Chromatinbrocken. „Echte“ Nucleolen fehlen. In den Noyaux deutobroques treten neben dem feinen Gerüst stärkere Züge von Chromatin auf, dazwischen einzelne Chromatinbrocken. Es folgen die Noyaux leptotènes, in denen die Chromatinballen mit Chromatinsträngen verbunden sind. Ein „echter“ Nucleolus tritt auf. Hieran schliesst sich nun das schon erwähnte Stadium der Noyaux synaptènes, das in dem Noyaux pachytènes insofern verändert wird, als hier eine Längsspaltung des Fadens sichtbar wird. Von hier an breitet sich nun der Faden wieder aus, er wird segmentiert und erscheint aus Mikrosomen zusammengesetzt. Schliesslich treten eine Reihe von Veränderungen auf, durch die die Fäden anfangen, zu anastomosieren, einzelne Teile abzuspalten und in Chromatinballen umzulagern, kurz solche

Metamorphosen erleiden, die lebhaft an die Vorgänge bei Amphibien erinnern. Winiwarter, der selbst zusammenfassend sagt, dass man von netzartigen Kernen ausgehend, wieder zum netzartigen Bau zurückkehren kann und dass es, obwohl anscheinend dieselben, dennoch völlig modifizierte Kerne seien — vermag innige Beziehungen zu Carnoys Darstellungen nicht zu entdecken. In der That weicht er ja auch in dem wesentlichen Punkte von ihm ab, dass nach ihm ein völliger Untergang des Gerüstes nicht stattfindet. Trotzdem hiesse es, wie auch Fick in seinem Referat über diese Arbeit¹⁾ richtig hervorhebt, den That-sachen Gewalt anthun, wenn man die Ähnlichkeiten übersehen wollte, die in beiden Fällen die Schicksale eines Teiles der chromatischen Substanz miteinander haben. Die isolierten Chromatinbrocken bei Winiwarter sind eben die Nucleinnucleolen Carnoys; es zeigen sich ferner die fädigen Elemente, die aus einer centralen Körnchenachse mit je einem seitlichen Fädchen versehen, bestehen. Es mag im einzelnen Fig. 19—22, 39—41, 79, 80 bei Winiwarter verglichen werden.

Die Verhältnisse im menschlichen Ei sind nach demselben Autor ganz ähnlich denen im Kaninchenovarium gefunden worden.*

Bevor ich diesen Bericht schliesse, mögen noch einige neuere Mitteilungen über die Beziehungen des Follikelepithels zu den Eizellen bei Säugern hier ihren Platz finden.

Eine besondere Differenzierung gehen die Follikelzellen bei Säugern ein. Retzius (16) hat im Jahre 1889 die Interellularbrücken zwischen Follikelzellen und der Oberfläche des Eies nachgewiesen, die zur Grundlage der späteren Zona pellucida werden und deren radiäre Streifung bedingen. Er sagt dort (pag. 14), dass er diese Brücken für Ernährungswege halte, und dass das Follikelepithel für die Ausbildung des Ovarialeies grosse Bedeutung gewinne, nicht nur eine indifferente oder schützende Umhüllungsmasse sei. V. Ebner hat ganz vor kurzem all dies nach neuen Untersuchungen bestätigt (72).

Erwähnenswert sind vielleicht schliesslich auch die Beobachtungen von Holmgreen über die Saftkanälchen in den Ovocyten der Katze, feine von aussen in den Eileib eindringende Spalträume, die nach dem Verf. mit der Ernährung des Eies in Zusammenhang stehen.

Wir haben nunmehr den Eireifungsprozess stufenweis von den niedersten Wirbellosen bis zu den Säugetieren verfolgt und haben dadurch die Möglichkeit gewonnen, den gegenwärtigen Stand der Beobachtungen und Ansichten kennen zu lernen. Soll dies nutzbringend verwertet werden, so ist es notwendig, uns die Ergebnisse in grossen Zügen

¹⁾ Schwalbescher Jahresbericht für 1900.

nochmals zu vergegenwärtigen, um dann zu sehen, wie weit uns etwa jetzt schon ein Einblick in den gesetzmässigen Zusammenhang der einzelnen Erscheinungen möglich ist. Dies soll in den folgenden beiden Kapiteln geschehen, die nach der ausführlichen Darstellung des ersten Kapitels nunmehr kurz gehalten werden können.

Zweites Kapitel.

Übersicht über die beobachteten Thatsachen.

Die Beobachtungen, die ich im ersten Kapitel als dem wesentlichsten dieser Abhandlung geschildert habe, sind vielleicht geeignet, durch die zahlreichen Einzelheiten zu verwirren, es muss daher meine Aufgabe sein, sie jetzt, von allen Einzelheiten absehend, so zusammenzufassen, dass deutlich hervortritt, was ihnen gemeinsam ist, was sie bedeutungsvoll macht, welche Fragen sich an sie anschliessen und welche Theorien auf ihnen aufgebaut werden können. Dies soll in folgenden Sätzen geschehen.

1. In der Ovogenese sämtlicher untersuchten tierischen Eier (scheinbar mit einer Ausnahme) tritt ein Stadium auf, in dem das Keimbläschen sein chromatisches Gerüst scheinbar völlig verliert. Die Gesamtheit derjenigen Zustände, die dazu hinführen, sowie derjenigen, die sich daran anschliessen und in die Bildung der Chromosomen in der Richtungsspindel ausgehen, bezeichnen wir mit dem von Häcker zuerst gebrauchten Ausdruck als Keimbläschenstadium.
2. Das Keimbläschenstadium ist zwischen die drittletzte und vorletzte Teilung des Eies eingeschaltet, sodass der Ausgangspunkt ein Spirem ist; in seltenen Fällen (Rückert, Häcker) erfolgt an diesem Spirem bereits anticipierend die Längsspaltung, die der vorletzten Teilung angehört, sodass hier der Ausgang ein Dispirem ist.
3. Keine Untersuchung bis auf die von Rückert (92) bei *Pristiurus* kann als Stütze für die Lehre von der Erhaltung der Chromosomenzahl betrachtet werden.
4. Eingehendere Erörterung erfordert die Frage nach der Kontinuität des Chromatins überhaupt. Wir haben hier zu unterscheiden zwischen einer chemischen und morphologischen Kontinuität. Das Chromatin in der Richtungsspindel wird dem Chromatin des letzten Spirems chemisch ebensowenig gleichen, wie

ein Mensch am Ende seines Lebens chemisch dem neugeborenen; er ist aber körperlich die Fortsetzung davon, und so fragt es sich auch hier: tritt in den definitiven Chromosomen das Chromatin des letzten Spirems wieder zutage, und zwar ganz oder zum Teil?

5. Die Entscheidung dieser Frage hängt zunächst von den histologischen Beobachtungen ab. Diese können wir in zwei grosse Gruppen scheiden.

a) In einer Reihe von Fällen tritt ein Stadium ein, in dem im strengsten Sinne des Wortes keinerlei chromatische Substanzen ausser einem kugeligen, centralen Körper vorhanden sind. Hierzu gehören z. B. die Beobachtungen von Hartmann (Echinodermen), Gathy (Clepsine), Goldschmidt, Halkin (Trematoden), Giardina (Dytiscus, Mantis), Lubosch (Petrymyzon fluviatilis), Holl (Maus), Winiwarter (Kaninchen, Mensch).

b) In den meisten übrigen Fällen wird ein, wenn auch schwer färbbares, feines, fädiges Gerüst beobachtet, das sich zwar mit Vorliebe acidophil verhält, indes kontinuierlich aus dem ursprünglichen Spirem hervorgeht. Nicht die gesamte Masse, wie sub a, sondern nur eine gewisse Portion des ursprünglich im Spirem enthaltenen Chromatins wird hier zeitweilig in Nucleolen umgelagert. Es lassen sich eine Reihe von Einwänden hier gegen den Versuch geltend machen, den Unterschied zwischen Platin- und Nucleinsubstanzen in dem Sinne durchzuführen, dass man Nuclein gleich Chromatin setzt. Mehr entspricht es dem Wesen der Thatfachen, hier zwischen chromatischen Substanzen verschiedener Art zu unterscheiden.

Die auf solche Weise gebildeten unter a und b aufgeführten kompakten Chromatinmassen haben — rein histologisch — verschiedene Schicksale.

Entweder lassen sie direkt wieder die Chromosomen aus sich hervorgehen.

Oder es entwickelt sich aus der centralen Synapsis abermals ein fädiges Gerüstwerk.

Oder es entwickeln sich aus den zahlreichen Nucleolarmassen zahlreiche fädige Strukturen, Vorgänge, die man als diffuse Synapsisbildungen bezeichnen könnte.

Endlich kommen auch Auflösung von Nucleolen ohne sichtbare Reste vor.

6. Nach Feststellung der unter 5 aufgeführten histologischen Beobachtungen hängt die unter 4 in Erörterung gezogene Kontinuität weiter davon ab, was mit dem Chromatin geschieht, während es von den Zuständen 5a und 5b in die weiter unter 5 erwähnten übergeht. In dieser Beziehung kann ein Doppeltes eintreten.
 - a) Es geht durch die sub 5c erwähnte Auflösung chromatische Substanz verloren.
 - b) Die Erscheinungen des Wachstums peripherischer Nucleolen spricht dafür, dass Stoffe aus dem Ooplasma aufgenommen und durch Synthese in den Nucleolen zu neuem Chromatin umgebildet werden. Je komplizierter der Prozess ist (Amphibien), um so mehr chromatische Substanz wird dem Keimbläschen zugeführt.
7. Somit ist folgender Satz erwiesen: Während des Keimbläschenstadiums unterliegt die chromatische Substanz, ohne als solche völlig zu Grunde zu gehen, qualitative und quantitative Veränderungen, indem teils Chromatin zu Grunde geht, teils durch Synthese regeneriert wird. Die definitiven Chromosomen könnten vielleicht nicht unpassend unter dem Gleichnis eines einfachen chemischen Elementes betrachtet werden, das mit anderen Elementen zu mannigfachen Verbindungen vereinigt, gleichzeitig mit ihnen in andere übergeführt und dennoch schliesslich wieder als einfaches Element dargestellt werden kann.
8. Das Keimbläschenstadium kann von einem doppelten Gesichtspunkt aus beurteilt werden,
 - a) vom stammesgeschichtlichen,
 - b) vom individuellen aus.
9. Die stammesgeschichtliche Bedeutung des Keimbläschenstadiums prägt sich darin aus, dass es durch Vererbung primitiver Zustände und unter Anpassung an neue biologische Momente sich allmählich differenziert. Diese steigende Differenzierung hat sich bei der Darstellung im ersten Kapitel durch eine zu den Wirbeltieren hin eintretende Komplikation der Vorgänge gezeigt, wobei aber zugleich einige Beispiele einseitiger, von der Reihe abseits führender Differenzierung bemerkbar waren (z. B. Insekten). Im einzelnen können einige grössere Komplexe abgegrenzt werden.

- A. In ganz primitiven Fällen fehlt jedes sogenannte Keimbläschenstadium (Turbellarien — Cyclops strenuus).
- B. In seltenen Fällen — z. T. vielleicht Abnormitäten — wird ein Anlauf zur Bildung eines Zwischenstadiums zwischen Spirem und erster Reifungsteilung genommen (Thysanozoon, Triton [Mewes], Cyclops strenuus [Häcker, Rückert, cf. pag. 17]).
- C. In den Fällen, wo ein Keimbläschenstadium vorhanden ist, kommt es (cf. 5a und 5b) nicht stets zu einem feinfädigen Stadium, vielmehr — anstatt sich auszubreiten — zieht das Spirem sich zusammen. Hiernach ist ein Synapsistypus und ein „Strosistypus“ (στροφισμῦς) des Keimbläschenstadiums zu unterscheiden.
 - a) Der einfachere Synapsistypus findet sich z. B. bei Asterias, Trematoden, Anneliden, Insekten (gelegentlich), Petromyzon, Säugern.
 - b) Der Strosistypus kann einfacher Art sein: Auflockerung und Konzentration des Chromatins, verbunden mit Umlagerung in einen oder mehreren Nucleolen, aus denen es wieder in Form von Körnchen oder Fädchen abgegeben wird (Spongien, Echinodermen, Crustaceen, Tunicaten). In komplizierteren Formen stellen sich mehrfache Umlagerungen in Nucleolen ein, Entwicklung mehrerer Nucleolengeschlechter und Entwicklung bandartiger oder fädiger Elemente daraus.
- 10. Die Phylogenese spricht sich hierin nicht so deutlich aus, wie in anderen Systemen, z. B. dem Skelet- oder Nervensystem, weil hier die Anpassungen an biologische Momente eine viel grössere Rolle spielen.
- 11. Diese biologischen Momente sind doppelter Art. Das erste besitzt mehr allgemeine Bedeutung: es ist die Art der Eiablage (Häcker Copepoden, Lubosch Petromyzon).
- 12. Das zweite Moment ist mehr individuell und wird durch die Dotterbildung dargestellt. Hierdurch wird die phylogenetische Grundlage stark verwischt. — Die Dotterbildung ist
 - a) central,
 - b) peripherisch.
- 13. Bei der centralen Dotterbildung ist der Inhalt des Keimbläschens anscheinend direkt beteiligt, indem Stoffwechselprodukte, die in gelöster Form den Kern verlassen haben, als sichtbare Niederschläge des Stoffwechsels (Häcker) im Cytoplasma sichtbar

werden (Dotterkern) und die nucleinhaltigen Grundlagen des Vitellins (Gross) liefern.

14. Das Vitellin besteht aus einem nucleinhaltigen Körper und einem anderen, in dem organisch gebundener Phosphor vorkommt (Milroy, Gross). Dieser organische Phosphor wird dem Ei höchstwahrscheinlich von aussen zugeführt.
15. Die peripherische Dotterbildung vollzieht sich vermittelt zahlreicher verschiedenartigen Mechanismen. Entweder ist das Ei selbst Phagocyt (sehr primitiver Zustand: Spongien, cf. pag. 5) oder es bestehen Nährzellen (Arthropoden), oder das Follikel-epithel ist in verschiedenem Masse beteiligt (Mollusken, Lepidosiren, Reptilien, Säuger) oder das Follikel-epithel differenziert besondere Elemente (Testazellen der Tunicaten, Bancroft).
16. Die Gesamtheit dieser drei Vorgänge, nämlich das phylogenetisch vererbte Grundmotiv und die durch beide Anpassungen sub 11 und sub 12—15 herbeigeführten Variationen bedingen in jedem einzelnen Falle die Erscheinungen des Keimbläschenstadiums.

Drittes Kapitel.

Theoretisches über die Eireifung.

In meiner kürzlich veröffentlichten Untersuchung über die Nucleolarsubstanz des reifenden Tritoneneies habe ich eingehend die Theorie von Born über das Wesen der Eireifung besprochen. Die Feststellung von Born, dass die Phase des Keimbläschenstadiums mit einer Zeit erhöhter vegetativen Thätigkeit des Eies zusammenfällt (cf. oben p. 756), giebt nur einem thatsächlichen Verhältnis Ausdruck, ebenso wie seine anderen Feststellungen, dass sich während der Kernreife in somatischen Zellen die vegetativen Vorgänge abspielen, während der Kernteilung dagegen nicht. Diese Feststellung der Thatsachen erklärt nicht, welcher Zusammenhang nun zwischen vegetativer Thätigkeit einer Zelle und dem Spiremstadium — zwischen den Wachstumsvorgängen der Eizelle und dem Keimbläschenstadium (cf. Einleitung pag. 3 und 4) besteht. Eine Umkehrung würde nur dasselbe Verhältnis ausdrücken unter dem Scheine einer plausiblen Erklärung.

Ohne also den thatsächlich bestehenden Zusammenhang zu leugnen, müsste somit gesagt werden, dass wir — wenn wir mit Born annehmen, es sei das Keimbläschenstadium ein gesteigertes Stadium der Kern-

ruhe, das eintrete zum Zwecke der Dotterbildung im Eileib — dass wir uns dann mit einem Komplex von Begriffen zufrieden gäben, denen anschauliche Vorstellungen thatsächlichen Zusammenhanges nicht zu Grunde liegen. Dieser Annahme stehen zudem mehrere That-sachen direkt entgegen, so vor allem die peripherische Entstehung der ersten Dotterelemente — so auch die Inkongruenz zwischen dem Zustande des Kernes und dem Grade der Dotterbildung.

Die erste und natürliche Konsequenz der Bornschen Hypothese ist sicherlich die, sich vorzustellen, dass die Nucleolen, oder andere chromatische Elemente aus dem Kern ins Cytoplasma wandern und daselbst zu Dotterelementen werden. Die verschiedenen Formen, unter denen uns solche Ansichten entgegneten, sind zuvörderst zu besprechen.

1. Der Austritt von Nucleolen derart ist von Kohlbrugge (01) und Fick (99) beschrieben worden; seit Veröffentlichung meiner Arbeit sind mir weitere, hierher gehörige Behauptungen von Schockaert, Gathy und Janssens bekannt geworden. Fick hat bisher noch nicht publiziert, auf welche Beobachtungen er sich bei seinem Referat (99) stützte. Die Kohlbruggeschen Untersuchungen sind unsicher (cf. oben pag. 47). Über die Unzulänglichkeit der Mitteilungen von Schockaert und Gathy ist an den betreffenden Stellen im 1. Kapitel gesprochen worden. (cf. p. 723 u. 725). Die Angaben von Janssen (01) beziehen sich gleichfalls auf Fälle, wo Nucleolenähnliche Gebilde im Zelleib liegen, die er auf Nucleolen bezieht, ohne den Durchtritt selbst gesehen zu haben. Demgegenüber fallen Mitteilungen guter Untersucher wie Giardina, Carnoy, R. Hertwig ins Gewicht, die einen Austritt von Nucleolen in Substanz bei ihren betreffenden Objekten bestimmt leugnen. Auch Born, Rückert, Häcker, Cunningham, Bouin haben solche Vorgänge nicht gesehen. Nur eine einzige Beobachtung könnte zur Stütze herangezogen werden, das ist die oft erwähnte von Leydig (89), der an einem lebenden Tritonenei die Durchwanderung eines Kernkörperchens beschreibt. Gehen wir indes auf das Original zurück (pag. 343), so finden wir dort die höchst vorsichtige Erwähnung eines gelegentlichen, seltenen Vorganges. Leydig schreibt: „Nicht minder nimmt ein andermal unsere Aufmerksamkeit in Anspruch die dicht höckerige Oberfläche des Keimbläschens, hervorgerufen durch die Keimflecke, und es kann dem ersten Blick nach scheinen, als ob die Keimflecke knöpfchenartig auf dem Keimbläschen sässen. Allein eine solche Annahme will nicht Stich halten; vielmehr lässt sich bei Durchmusterung der Knöpfchen in den meisten Fällen feststellen, dass immer noch die Membran des Keimbläschens als nach aussen abschliessende, wenn auch zarte Linie den Keimfleck umzieht. Einigemal blieb ich aber doch stutzig und zweifelhaft: es schien, als ob wirklich die Membran stellenweise sich aufgelöst habe, und einzelne Keimflecke mit einem Teil ihrer Substanz frei sich durchgedrängt hätten, wobei noch bemerkenswert erschien, dass das Hyaloplasma des Keimfleckes das erste war, was nach aussen zum Vorschein kam, also ganz nach der Art, wie eine lebende Amöbe dies ausführen würde.“

Carnoy deutet mit Recht dieser Angabe gegenüber darauf hin, dass er bei seinen Tausenden von Tritoneneiern niemals etwas Derartiges gesehen habe, und dass sich demnach höchstwahrscheinlich irgend ein abnormer Vorgang dort abgespielt habe. Soweit ich die Litteratur übersehe, ist heute kein Objekt bekannt, wo an dem noch in Entwicklung stehenden Keimbläschen eines normalen Eies unter periodischer Auflösung der Kernmembran mit Regelmässigkeit Nucleolen ins Cytoplasma wandern.

2. Eine zweite grosse Gruppe von Beobachtungen, die man für die Beziehungen des Keimbläschens zur Dotterbildung verwertet hat, wird von den Erscheinungen baso-

philer Körper im Eileib gebildet. Das sind erstlich chromosomartige Fädchen oder Körnchen, die radiär zum Keimbläschen angeordnet sind. (Schokaert, van Bambecke, Tönniges, Giardina, Claypole, Jordan, Bouin, Löwenthal, van der Stricht (02). Man hat gesagt, diese Dinge könnten nur aus dem Kerne stammen. Die Möglichkeit dafür besteht sicherlich, indes lässt sich nichts absolut Beweisendes dafür anführen, da es sich — wie schon Jordan hervorgehoben hat (93 pag. 292/93) — auch gerade um das Gegenteil handeln kann, denn niemand vermag diesen Körnchenkettchen anzusehen, ob sie bei der Fixierung des Eies auf einer centrifugalen oder centripetalen Wanderung begriffen waren. Letzteres ist sogar nicht unwahrscheinlich, wenn wir an die Vermehrung des Chromatins im Keimbläschen denken (cf. Kap. II Nr. 6b). Eine dritte Möglichkeit ist die, dass sie überhaupt als geformte Elemente gar nicht wandern, sondern im Cytoplasma unter irgend einem Einfluss neu entstehen. Dies ist sogar die einzig denkbare Möglichkeit für die fädigen, basophilen, ergastoplasmatischen Differenzierungen im Cytoplasma, da diese Fäden als solche nicht vom Kern ins Cytoplasma gewandert sein können.

3) Nächst diesen Bildungen kommt der Dotterkern in Betracht, der gleichfalls nur ein im Cytoplasma unter unbekannten Einflüssen sichtbar gewordener Niederschlag des Stoffwechsels ist — Häcker nennt ihn „eine nicht strukturierte Anhäufung, ein Depot eines Zwischenproduktes des cellulären Stoffwechsels“ — und zu dem der Kern bestimmte Substanzen in gelöstem Zustande und auf einem uns unsichtbaren Wege hinschafft, worauf die Beobachtungen hinweisen, dass das Keimbläschen sich schwächer färbt, wenn die Bildung des Dotterkerns stattfindet. Die Entdeckung von Balbiani, derzufolge sich ein Teil des Keimbläschens mit Kerninhalt und Nucleolus abschnürt und zum Dotterkern wird, lehrt gerade, dass es sich um den Untergang eines durch Sprossung gebildeten Kernstückes handelt, und nicht um Auswanderung von Kernbestandteilen, körperlich — bei intaktem Kern.

Alle diese Beobachtungen lehren also nur, dass — was sich von selbst versteht — lebhafteste Stoffwechselvorgänge zwischen Keimbläschen und Eileib sich wechselweise vollziehen. Sie lehren nicht, warum es während des Keimbläschenstadiums zu spezifischen Strukturen kommt. Ja wir sehen sogar, dass ganz verschiedenartige Strukturen für diesen Stoffwechsel das Gleiche leisten (cf. Kap. II, Nr. 5 und Nr. 9). Auch bei *Petromyzon* wird Dottermaterial gebildet, wie bei *Triton*, aber hier gibt es keine derartigen peripherischen Nucleolen, wie sie nach Born besser auf die Dotterbildung wirken können. Offenbar kann sich der Stoffwechsel auch ohne solche Strukturen vollziehen.

4. Jene basophilen Körper im Eileib können in Parallele zu den ergastoplasmatischen Bildungen gesetzt werden, die bei stark funktionierenden, somatischen Zellen beobachtet worden sind, namentlich bei Drüsenzellen. Lukjanow (88) hat in Funduszellen des Magens der Salamanderlarve Nucleolen an der Peripherie des Kernes gesehen, die ein Sekret ins Cytoplasma ausscheiden. Eintritt schwächerer Färbung des Kernes und stärkere Färbung des Zelleibes bei Beginn der Sekretion ist bekannt. Launay (02) hat kürzlich diese Verhältnisse für Parotiszellen beschrieben.

5. Wie aber soll man die wenigen Beobachtungen auffassen, die dafür zu sprechen scheinen, dass sich in Drüsenzellkernen gelegentlich die Kernmembran öffnet und nun Sekretbestandteile nach aussen treten lässt? Ausschliessen muss man hier Fälle, wie den von Carlier (93), wo es sich um degenerierende Leberzellen handelt; solche Kerne sind mit den degenerierenden Kernen von Nährzellen zu vergleichen, in denen ja ähnliche Erscheinungen oft beschrieben worden sind. Neuerdings sind mir indes

zwei Beobachtungen bekannt geworden, welche direkt die Bildung von Sekreten im Kern und deren Ausstossung berichten. Die eine stammt von Lange (02) und betrifft die Speicheldrüsen von Schnecken. Seine Abbildungen sind spärlich, lassen aber keinen Zweifel darüber, dass zu Zeiten der Kern offen in Verbindung mit der übrigen Zelle steht und von Schleimtröpfchen erfüllt ist. Lange spricht nur von der Kernflüssigkeit; die geformten Elemente des Kernes berücksichtigt er gar nicht. Eine andere Beobachtung stammt von Tribondeau (02) bei Drüsenzellen der Tubuli contorti der Schlangenniere. Hier treten Nucleolen und Chromatinkörnchen nach aussen, um im Cytoplasma dann unter Verlust ihrer basophilen Eigenschaften zu „primordialen Urinkörnchen“ zu werden (pag. 182). Sie sollen so den körnigen Bestandteil des „serös-granulären“ Sekretes bilden (pag. 181). Tribondeau selbst bezeichnet diese Beobachtung als „un phénomène net, mais assez rare“. Während bei Lange also ein typischer wesentlicher Teil des gesamten Sekretionsvorganges in der Eröffnung des Kernes besteht, scheint bei Tribondeau doch wohl nur eine zufällige Beobachtung vorgelegen zu haben.

Wir können also nur mit der Langeschen Beobachtung als einem Faktum rechnen. Eine Bildung der Schleimtröpfchen ausschliesslich im Kern und ihre Beförderung ins Cytoplasma, allerdings ohne Eröffnung des Kernes hat Maurer für die Schleimzellen in der Haut von Petromyzon beschrieben¹⁾.

Damit aber haben wir einen gewissen Unterschied zwischen diesen Beobachtungen an Drüsenzellen und dem vermuteten Austritt von Nucleolen aus dem Keimbläschen: Dort handelt es sich um den Austritt fertig gebildeten Sekretes aus dem Kern — hier werden ja im Keimbläschen keinerlei Dotterkugeln gebildet, vielmehr nur chemische Verbindungen, die erst ausserhalb des Kernes mit anderen zur Dotterbildung zusammentreten.

Das Ergebnis unserer obigen Betrachtungen, dass die bestehenden Stoffwechselvorgänge allein nicht die Strukturen des Keimbläschens im Sinne Borns uns verständlich machen, wird also durch Beobachtungen an somatischen Zellen nicht geändert. Ich habe in meiner Arbeit über die Nucleolarsubstanz des reifenden Tritoneneies den Versuch einer anderen Erklärung gemacht, die davon ausging, die primären Veränderungen in der Zuführung des Dottermaterials von aussen zu sehen und das Keimbläschenstadium zu betrachten als eine Anpassung des Kernes an veränderte biologische Momente seiner Umgebung, zum Schutze, zur Erhaltung und zur Ernährung seiner Erbmasse. Es ist mir möglich, diese Ansicht jetzt eingehender zu begründen, als ich dies vorher konnte, weil inzwischen eine Reihe von Arbeiten bekannt geworden ist, die eine solche Annahme sehr sicher stützen.

Zunächst möchte ich auf die im ersten Kapitel beschriebenen Verhältnisse bei der Reifung des Insekteneies hinweisen. Die Insekteneier können als merkwürdige Exempel einer Arbeitsteilung der Eizelle angesehen werden, bei der in den extremsten Fällen dem Keimbläschen selbst diejenigen Funktionen abgenommen werden, die es sonst allgemein besitzt, nämlich

¹⁾ Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig. Engelmann 1897 pag. 37.

die der Assimilierung des von aussen zugeführten Dottermaterials. Hier tritt mit den Nährzellen zugleich auch deren Kernmaterial mit ein, und wir sehen demgemäss, dass bei den vollkommensten Einrichtungen derart das Keimbläschen für die Ernährung der Zelle eine völlig untergeordnete Rolle spielt. Es ist so klein, dass es im Verhältnis zu der ungeheueren Eizelle überhaupt kaum in Betracht kommt. Seine Chromosomen liegen träge und unbeweglich an der Peripherie und mit Recht hat Lécaillon hervorgehoben, dass hier der Anteil des Keimbläschens an der Dotterbildung und sein Einfluss darauf ganz geringfügig sein müsse. In der Ausbildung dieser Arbeitsteilung sind alle verschiedenen Zwischenstufen zu beobachten, von dem einfachen Beispiele einer Nährzelle an (Woltereck) über die zahlreicheren (vier) von Dytiscus (Giardina) hin bis zu den Fällen allerhöchster Vervollkommnung bei Rabes, Tönniges, Claypole und Paulcke. Je mehr Nährzellen, je unthätiger das Keimbläschen. Um so deutlicher wird demzufolge die einzige Thätigkeit, die dem Keimbläschen verbleibt, seine eigene Ernährung. Wir sehen, wie es dem Nährmaterial geradezu entgegenschwimmt; besonders sei auch an die Beobachtung von de Bruyne (oben pag. 23) erinnert, wo die degenerierte Kernsubstanz der Nährzellen von dem Keimbläschen umlagert und aufgenommen wird.

Dieses Beispiel der Insekteneier und die Thatsache, dass andere, der Nährzellenbildung gleichwertige Mechanismen scheinbar überall bestehen (pag. 53, Nr. 15), lassen den Schluss zu, dass auch sonst die Struktur des Keimbläschens eine Folge der Dotterbildung nicht eine Ursache dafür ist, lediglich mit dem Unterschiede, dass die Struktur nebenher gleichzeitig in verschiedenem Masse Trägerin der zweiten, bei den Insekten gesonderten Funktion der Assimilierung wird.

Eine weitere Einsicht in diese Beziehungen gewähren zwei jüngst erschienene Untersuchungen von Schaper und R. Hertwig.

Schaper erörtert in seinen „Beiträgen zur Analyse des tierischen Wachstums“ (02) einleitend auch den Zusammenhang zwischen Wachstum und Zellvermehrung. Ich muss einiges auch für unsere Frage Wichtige daraus hier wiedergeben (pag. 324—326). Er weist zunächst darauf hin, dass „Zellvermehrung an und für sich durchaus nicht gleichbedeutend ist mit Wachstum der lebendigen Substanz, ja dass Zellteilung nicht einmal ein ursächliches Moment für das Wachstum bildet, sondern vielmehr umgekehrt eine von letzterem abhängige Erscheinung ist.“ — — — „Es scheint . . ., dass der Wachstumsimpuls

embryonaler Zellen lediglich durch verbesserte Stoffwechselbedingungen gegeben ist, insofern als letztere in gewissem Grade abhängig sind von Zelloberfläche und Zellinhalt“ — — — — „Je¹⁾ mehr eine Zelle wächst, um so mehr verringert sich ihre Oberfläche im Verhältnis zur Masse. Da nun bei der Zelle die Oberfläche ausschliesslich die Funktion der Nahrungsaufnahme besitzt, so muss allmählich ein Missverhältnis im Stoffwechsel der Zelle auftreten, je mehr die Oberfläche im Verhältnis zur Masse zurückbleibt. Es muss daher notwendigerweise ein Zeitpunkt eintreten, wo die Dissimilation der Assimilation gleichkommt und infolgedessen das Wachstum der Zelle in Stillstand gerät. — — — — Dieses Wachstumshindernis wird nun überwunden durch die Zerteilung der Zellen in Tochterzellen von geringerem Volum, wodurch das bestehende Missverhältnis zwischen Masse und Oberfläche zu Gunsten der letzteren korrigiert, und durch die so verbesserten Stoffwechselbedingungen die Wachstumsfähigkeit der lebendigen Substanz regeneriert wird. — — — — Hiernach erscheint also die Zellteilung als ein im allgemeinen vom Wachstum der Zelle abhängiger sekundärer Prozess, indem letzteres für gewöhnlich vorausgehen muss, um die Bedingungen für erstere zu schaffen, wobei mir nicht ausgeschlossen erscheint, dass der Endeffekt des Wachstums auf die Stoffwechselvorgänge innerhalb der Zelle geradezu auslösend auf den Mechanismus der Karyokinese wirkt“²⁾.

Aus diesen Sätzen Schapers folgt allerdings nichts Positives über die Ursache der Kernteilung, die nach R. Hertwig (02) eben noch von einem „unbekannten Faktor“ abhängt: (Selbst hungernde und viel kleinere Paramäcien, als die im normalen Fütterungszustand befindlichen teilen sich noch. Hingegen scheint mir aus Schapers Darlegung sich ein Negatives folgen zu lassen: Dass nämlich für eine Kern- und Zellteilung das auslösende Moment wegfallen kann, wenn das Wachstum der Zelle auf aussergewöhnlichem Wege gewährleistet wird. All jene Einrichtungen können angesehen werden als eine Oberflächenvergrösserung (cf. vor allem Rabes oben pag. 740) der Eizelle zum Zwecke reichlicher Ernährung des Eies und ausreichender Ablagerung von Nährmaterial für den Furchungsprozess. Nie würde es ja zur Differenzierung von

1) Die folgenden Sätze bis zum Sperrdruck giebt Schaper auf Grund Verwornscher Darlegungen.

2) Diese für das folgende wichtigen Sätze sind im Original nicht gesperrt gedruckt.

Eizellen kommen, wenn diese dem Teilungsprozess so unterworfen wären wie die embryonalen Zellen sonst.

So allein können wir uns auch den phylogenetischen Ursprung des Keimbläschenstadiums vorstellen; dieses Stadium würde an die erste Differenzierung der Eizellen von somatischen Zellen durch Zufuhr von Nährmaterial anknüpfen, wodurch verhindert würde, dass sich die künftigen Eizellen nach Art der somatischen Embryonalzellen weiter teilten. So würde die Kernteilung ausfallen, und zwischen zwei Spiremen würde ein indifferentes Stadium eintreten, das bei weiterer Differenzierung allmählich zum Keimbläschenstadium würde. Die Beobachtungen, dass Turbellarien scheinbar solches Stadium gar nicht besitzen, ferner die Anläufe zu Teilungen (Selenka, Mewes), endlich die Mitteilungen von Häcker werden als Stützen solcher Annahme gelten können.

Dadurch erst wird nun auch der Einfluss der *Vita sexualis* auf den Prozess begreiflich. Denn zweifellos werden Ovarien, in denen die Eier in Massen periodisch produziert werden, die so zu sagen also kaum Zeit zum Reifen haben, unter ganz anderen Ernährungsbedingungen stehen, als solche, in denen Jahre bis zur völligen Reifung vergehen können. Es werden demnach in den einzelnen Eiern die Ernährungsbedingungen für den Kern stärker oder geringer alteriert sein, je nachdem die Dotterzufuhr sich rapider oder gemächlicher vollzieht. Dass solche Alteration für die Umgebung des Kernes stattfindet, geht aus Milroys (98) Untersuchungen hervor, der diese Veränderung auf das Eindringen von Salzen und den Eintritt von Sauerstoffmangel zurückführt (pag. 150/52).

Aus den bisherigen Erörterungen vermag vielleicht die stammesgeschichtliche Bedeutung (p. 770, 8a) des Keimbläschenstudiums zu erhellen. Die individuellen Vorgänge (p. 770, 8b) nun, die oft schon bei nahe verwandten Formen stark voneinander abweichen und zu differenten Strukturen führen, werden uns verständlicher durch Erfahrungen, die man bei der Untersuchung von Protozoen gemacht hat. Über die Beziehungen zwischen Kern und Zelleib bei den Metazoen Licht zu verbreiten, sind gerade die Protozoen geeignet, weil bei ihnen die einzelnen Teile des Zellkörpers noch in primitiven, aber sehr mannigfach differenzierten Zuständen vorhanden sind.

R. Hertwig (02), der in einer kurzen Darstellung über die „Protozoen und die Zelltheorie“ kürzlich seine Erfahrungen über den Bau und die Lebensvorgänge der Zelle niedergelegt hat, weist vor allem darauf hin, dass bei den Einzelligen der Kern oft nicht als streng abgeschlossenes Gebilde existiere, und dass ferner auch der sogenannte Zelleib der

Protozoen keineswegs in seiner Zusammensetzung dem Zellleib einer tierischen Zelle entsprechen. Es findet sich dort ausser Kern und Zellleib noch eine dritte Substanz, die in ihren Reaktionen den chromatischen Kernsubstanzen nahesteht, ohne aber deren Strukturen zu zeigen. Diese Bildungen sind in den einzelnen Klassen verschieden gestaltet: Bei *Actinosphaerium* z. B. finden sich chromatische Körper im Zellleib verteilt, deren Ausbreitung je nach der Ernährung des Körpers schwankt. Bei übermässiger Fütterung und bei Hunger bilden sie sich in grosser Menge; sie treten aus dem Kern aus, der sich gelegentlich ganz in solche „Chromidien“ auflöst. — Bei Monothalamien findet sich eine solche chromatinähnliche Substanz netzartig durch das Protoplasma verteilt und beweist durch ganz bestimmte Beziehungen (l. c. pag. 7) seine Zugehörigkeit zum Kernapparat. Dies „Chromidialnetz“ giebt oft Substanzen an das Chromatin der Teilungsspindeln ab. Hertwig stellt so eine Reihe von Beispielen zusammen, „in denen ein durch die Zelle diffus verbreitetes chromatisches Material neben dem Zellkern vorhanden ist und vorübergehend sogar allein den Kernapparat vertritt.“ Es ergibt sich für ihn somit „die Möglichkeit von Organismen, welche vielleicht dauernd keinen Kern besitzen, sondern an Stelle desselben chromatische Stränge, welche das Protoplasma ganz oder zu einem grossen Teil durchsetzen.“ Solche Organismen scheinen ihm die Bakterien und Oscillatorien zu sein; es würden das Organismen sein „mit funktionierender Substanz, ohne dirigierendes Centrum“ „wie es eine Monere im Sinne Häckels sein würde.

Um diese Erscheinungen zusammenfassend zu deuten, ist Hertwig nun der Anschauung, dass in den Chromidialgebilden ein Bestandteil des Protoplasmas gesondert vorliege, der bei den Metazoen für gewöhnlich mit achromatischer Substanz zu einem einheitlichen Körper verbunden sei. Erst achromatische Substanz + Chromidialgebilde der Protozoen würde dem Zellleib einer tierischen Zelle entsprechen. Es ist also nach Hertwig bei Metazoen das Kernmaterial nicht auf den Kern beschränkt, sondern überall in der Zelle vorhanden. Dieses latente Vorkommen enthüllt sich in vielen Beispielen auffällig (pag. 11). So z. B. bei der spontanen Entwicklung von Seeigeleiern unter Einfluss von Strychnin, wo in rein protoplasmatischen Teilstücken chromatische Brocken auftreten. Ferner weist Hertwig auf die basophilen Bestandteile in tierischen Eizellen hin (pag. 5), weiter auf die Erscheinungen am Zellleib stark funktionierender Zellen. Es ist ferner wahrscheinlich, dass selbst bei normalen Zellen „eine Abspaltung chromatischer Substanz vom Protoplasma vorkomme.“ Bei jeder Teilung tritt z. B. eine be-

deutende Zunahme des im Kern enthaltenen Chromatins ein. „Ebenso ist es eine bekannte, wenn auch in ihrer Tragweite nur selten gewürdigte Erscheinung, dass im Anschluss an die Befruchtung eine ganz enorme Vermehrung der chromatischen Kernsubstanz eintritt. Das reife Ei und später das befruchtete Ei bezeichnet einen Zustand der Organisation, in welcher ein Missverhältnis von Zelleib und Kernsubstanz zu Ungunsten der letzteren vorhanden ist, grösser als zu irgend einer anderen Zeit. Mit jeder Teilung wird dieses Missverhältnis abgeschwächt, sodass die gesamte Embryonalentwicklung als ein zunehmendes Wachstum der Kernsubstanz auf Kosten des Protoplasmas bezeichnet werden kann“. Der Nahrungsdotter spielt dabei eine geringe Rolle¹⁾.

„Es kann kein Zweifel bestehen, dass das Chromatin aus dem Protoplasma stammt.“ Es ist nur zweifelhaft, ob es als solches in den Kern komme oder im Kerne erst aus besonderen Substanzen fertig gestellt werde.

So wird Hertwig zu einer besonderen Auffassung der Struktur einer tierischen Zelle geführt. Im Protoplasma kommen aneinander gebunden zwei Substanzen vor, die im Kern einzeln nebeneinander bestehen.

1. Die achromatische Substanz. Diese ist das Linin des Kernes; im Zelleib ist sie ähnlich, aber nicht gleich dem Linin beschaffen.
2. Die chromatische Substanz. Im Kern und Zelleib unterscheiden sich beide durch ihren Organisationszustand. Das Chromatin des Zelleibes ist nicht organisiert und an die achromatische Substanz gebunden. Das Chromatin des Kernes ist organisiert; unter gewissen Verhältnissen kommt es im Cytoplasma zur Abspaltung des Chromatins, das dann dem Kerne zugeführt und hier organisiert wird. Hierdurch wächst das Chromatin des Kernes „wie ein Krystallstäubchen in einer gesättigten Lösung von gleicher chemischen Beschaffenheit.“ Auf pag. 14 heisst es dann:

„Wir kommen mit den geäusserten Vermutungen zu einer bestimmten Vorstellung von den zwischen Kern und Protoplasma bestehenden Wechselwirkungen. Wir können dieselben so fassen, dass unter der Einwirkung des Kernes Teilchen vom Protoplasma abgespalten werden. In der Fortpflanzungszeit der Zellen werden diese Teilchen dem

¹⁾ Als besonders auffällig erwähnt Hertwig das Kernwachstum hungernder Paramaecien, ein Vorgang der bei den Abortiveiern der Insekten sein Analogon bei Metazoen findet. Vgl. oben p. 738.

Kern zugeführt und dienen zu seiner Ernährung, zur Vermehrung seines Chromatins. Es ist aber höchst wahrscheinlich, dass derselbe Spaltungsprozess auch bei allen formativen Leistungen der Zelle eintritt, wenn Verdauungssäfte oder histologische Differenzierungen (Muskeln, Nerven, Binde substanz) gebildet und Schäden oder Defekte ausgebessert werden sollen“.

Als wichtiges Vermittlungsglied bei dem Organisationsprozess gelten für Hertwig nun die Nucleolen. Sie bestehen nach ihm aus „Nucleolarsubstanz“ (Synonyma: Paranuclein, Amphipyrenin), die die Fähigkeit besitzt, das Chromatin aus dem amorphen in den organisierten Zustand überzuführen¹⁾. Hieraus ergibt sich ein Schema für den Aufbau des ruhenden Kerngerüsts, das in einem wichtigen Punkte von dem üblichen abweicht: „Dem Liningerüst ist die chromatische Substanz, an die Nucleolarsubstanz gebunden angelagert. So entsteht das chromatische Kerngerüst der Autoren. Ein Überschuss von Nucleolarsubstanz bilden die echten Nucleolen.“

Der Ausdruck Nucleolarsubstanz bezeichnet also — wie kaum betont zu werden braucht — nicht dasselbe, was er bisher, auch im Titel meiner gegenwärtigen Arbeit ausdrückt. Hier ist rein morphologisch die Nucleolarsubstanz als Inbegriff aller im Kern sichtbaren kugeligen Gebilde gebraucht, ohne Rücksicht auf ihre chemische Beschaffenheit. Bei Hertwig ist sie eine besondere, achromatische, ausserordentlich wichtige Kernsubstanz, vielleicht die wichtigste, weil sie die Bedingungen in sich schliesst, die z. B. die Konstanz der Chromosomenzahl bedingt, wozu das oben bei Giardinas Arbeit Gesagte zu vergleichen ist.

Es ist überraschend, wie klar sich uns durch diese geniale Auffassung der Vorgang während der Eireifung gestaltet. Das wesentliche ist, dass das achromatische Kerngerüst der Autoren, das Plastingerüst Carnoys, das auf der Höhe der Reifung auftritt, keineswegs bloss aus Linin besteht, sondern noch Nucleolarsubstanz enthält, die auf diesem Stadium ihr Chromatin mehr oder weniger abgegeben hat. Dies abgegebene Chromatin befindet sich entweder im Zustande „freien“, amorphen Chromatins (Chromatinballen, Chromatinbrocken) oder auch zu Chromatinnucleolen umgewandelt, die dann aus echter Nucleolarsubstanz + eingelagertem Chromatin bestehen. Die peripherische Lagerung, die häufig an Nucleolen beobachtet wird, er-

¹⁾ Hertwig stützt sich u. a. auf frühere Untersuchungen an Actinosphärium cf. (98), ferner auf die oben Kap. I referierte Arbeit von Hartmann.

möglichst dann die Aufnahme abgespaltenen Chromatins aus dem Cytoplasma in den Kern, wo es durch die echte Nucleolarsubstanz und in ihr organisiert und der übrigen chromatischen Masse zugeführt wird.

Den gegenwärtigen Stand unserer Erfahrungen über das vorstehend behandelte Problem werden wir in folgenden, alle bisher erörterten Fragen zusammenfassenden Sätzen vielleicht am besten aussprechen können.

Durch Einleitung einer starken, aussergewöhnlichen Nahrungszufuhr wird zuerst eine Eizelle von den somatischen Zellen differenziert. Dieser Differenzierung entspricht im Inneren des Eies eine Ausschaltung der Kernteilung. Das Chromatin bleibt auf dem Stadium eines Spirems. Da jede Zellteilung sonst eine Vermehrung des Chromatins bedingt, so bedeutet die Ausschaltung der Teilung einen Verlust an Chromatin für den Kern, während zugleich die gestörten Ernährungsverhältnisse seiner Umgebung auf ihn einwirken.

Nicht erst bei der späteren Furchung (Hertwig) sondern schon während der Eireifung selbst vermehrt sich das Chromatin auf Kosten des Protoplasmas. Die Folge von Nucleolengeschlechtern würde also denselben Effekt wie die Folge von Kernteilungen haben.¹⁾ Es trennt sich dabei das chromatische Gerüst in seine sonst stets innig zusammenhängenden Komponenten und es löst sich die chromatische Substanz in mannigfacher Weise davon ab, zwecks eigener Ernährung und Vermehrung.

Stoffwechselprodukte des Kernes, Abspaltungsprodukte der Nucleinsäure treten in gelöstem Zustande ins Cytoplasma, um zur Dotterbildung verwendet zu werden. Ob die basophilen Elemente des Zelleibes sichtbare Niederschläge dieses Prozesses oder des umgekehrten sind, bleibt zweifelhaft, doch ist eine Stoffaufnahme von aussen zum mindesten ebenso wahrscheinlich.

Von höchster Bedeutung erscheint der Gedanke Giardinias von den mit steter Regelmässigkeit wiederkehrenden Bedingungen zur Herstellung konstanter Chromosomenzahlverhältnisse. Die Hertwigsche Nucleolarsubstanz kann als Trägerin dieser individuell wechselnden Bedingungen betrachtet werden.

¹⁾ Diesen Gedanken äusserte zuerst Janssens (02), indem er Eibildung und Samenbildung bei Tritonen verglich.

Die Carnoysche Lehre geht weit über das Ziel hinaus. Sie wird dadurch unhaltbar, dass sein Plastingerüst höchstwahrscheinlich ausser der Lininggrundlage noch achromatische Nucleolarsubstanzen im Sinne Hertwigs trägt. Kontinuierlich ist diese Substanz vorhanden. Unterbrochen wird die Kontinuität dadurch, dass das Chromatin zeitweilig aus seiner Organisation freigegeben gleichsam sich selbst überlassen bleibt, bis sich die organisierende Substanz ihrer wieder bemächtigt, um die ererbten Strukturen des Zellkernes wieder herzustellen. Es ist zweckmässig, diese beiden nur während der Eireifung getrennt zur Anschauung kommenden Substanzen als idiochromatische (Nucleolar-) und trophochromatische Substanz zu bezeichnen.

Dass in dieser Periode der Eireifung auch die Möglichkeit von Keimesvariationen und vermöge der Beziehung zwischen Ei- und Follikelzellen auch die Übertragung somatischer Eigenschaften und Veränderungen auf das Ei gegeben ist, sei hier zum Schlusse nur kurz angedeutet.

II.

Neue Antworten und neue Fragen der Entwicklungsphysiologie.

Von

H. Driesch, Heidelberg.

Litteratur:

Die Berücksichtigung der Litteratur geschah im unmittelbaren Anschluss an das vorige Referat, sie beginnt also nicht mit Anfang, sondern etwa mit April 1899; andererseits habe ich mich nicht an das Ende von 1901 gebunden, sondern, zumal da, wo es das Interesse an der Gewinnung eines möglichst abgeschlossenen Bildes erforderte, noch manche Schriften von 1902 berücksichtigt. Die wichtigste in Betracht kommende Zeitschrift: das Archiv für Entwicklungsmechanik wurde vollständig berücksichtigt bis Band XIV einschliesslich; das Übrige ergibt sich aus dem Verzeichnis selbst.

Im Text weist eine eingeklammerte Nummer hinter dem Namen eines Autors auf die gleiche Nummer unter den Schriften desselben im Verzeichnis hin. Lag von einem Autor nur eine Schrift vor, so blieb die Nummer im Text wie im Verzeichnis fort. Hinweisungen auf die Litteratur des vorigen Referats sind durch Zusatz einer I gekennzeichnet, durch Loeb (I. 4) wird also z. B. auf die vierte Arbeit Loeb's im vorigen Verzeichnisse verwiesen; fand sich in diesem nur eine Arbeit des citierten Forschers, so findet sich im Text nur eine I, z. B. Bateson (I.). Soll gleichzeitig auf eine früher und auf eine jetzt im Verzeichnisse genannte Arbeit desselben Autors verwiesen werden, so wird nicht nur eine I, sondern auch an entsprechender Stelle eine II beigelegt, z. B. Herbst (I. 11. 12. II. 1. 2.).

- Albrecht, E., 1. Untersuchungen zur Struktur des Seeigeleies. Sitzber. Ges. Morph. u. Phys. München. 1898. Heft 3.
2. Neue Fragestellungen zur Pathologie der Zelle. Ebenda 1899. Heft 1.
3. Vorfagen der Biologie. Wiesbaden 1899.
4. Pathologie der Zelle. I. Der physikalische Bau des Nucleolus in normalen und pathologischen Zuständen. Ergebn. allg. Pathol. 6 (für 1899). 1901. pag. 900.
5. Ein Fall von Pankreasbildung in einem Meckelschen Divertikel. Sitzber. Ges. Morph. Phys. München. 1901. Heft 1.
6. Über physiologische Funktionen von Tumoren. Ebenda Heft 2.

- Albrecht, E. und Schmaus, H. Zur funktionellen Struktur der Leberzelle. Festschr. Kupffer. 1899. pag. 325.
- Bachmetjew, P. Experimentelle entomologische Studien vom physikalisch-chemischen Standpunkte aus. I. Temperaturverhältnisse bei Insekten. Leipzig 1901.
- Bardeen, C. R. On the Physiology of the *Planaria maculata*, with especial reference to the phenomena of regeneration. Amer. Journ. Physiol. 5. 1901.
- Barfurth, D. Ist die Regeneration vom Nervensystem abhängig? Verh. Anat. Ges. 1901. pag. 197.
- Bataillon, E., 1. Évolution de la fonction respiratoire chez les embryons d'Amphibiens et de Téléostéens. C. R. et Mém. Soc. Biol. 1896.
 2. La pression osmotique et les grands problèmes de la Biologie. Arch. Entw. Mech. 11. 1901. pag. 149.
 3. Études expérimentales sur l'Évolution des Amphibiens. Ebenda 12. 1901. pag. 610.
- Bateson W., Mendels Principles of Heredity. Cambridge 1902.
- Bateson, W. and Saunders, E. R., Reports of the Evolution Committee I. Experimental Studies in the physiology of Heredity. London 1902.
- Bergh, R. S., Methodologisk-Kritiske Bemaerkninger om moderne Forskningsretninger i Embryologien. Dansk. Videnskabs. Selsk. Forhand. 1899. pag. 169.
- Bethe, A., Über die Regeneration peripherischer Nerven. Arch. Psychiatr. 34. 1902.
- Biedermann, W., 1. Untersuchungen über Bau und Entstehung der Molluskenschalen. Jen. Zeitschr. 86. 1901. pag. 1.
 2. Über den Zustand des Kalkes im Crustaceenpanzer. Biol. Centr. 21. 1901. pag. 848.
 3. Über die Bedeutung von Krystallisationsprozessen bei der Bildung der Skelete wirbelloser Tiere, namentlich der Molluskenschalen. Zeitschr. allg. Physiol. 1. 1902. pag. 154.
- Birch-Hirschfeld, A. und Garten S., Über das Verhalten implantierter embryonaler Zellen im erwachsenen Tierkörper. Beitr. pathol. Anat. 26. 1899. pag. 132.
- Bitter, G., 1. Zur Morphologie und Physiologie von *Microdictyon umbilicatum*. Jahrb. wiss. Bot. 34. 1899. pag. 199.
 2. Zur Anatomie und Physiologie von *Padina Pavonia*. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 17. 1899. pag. 255.
 3. Über die Variabilität einiger Laubflechten und über den Einfluss äusserer Bedingungen auf ihr Wachstum. Jahrb. wiss. Bot. 36. 1901. pag. 421.
- Bonnevie, K., Über Chromatinreduktion bei Nematoden. Jen. Zeitschr. 86. 1901. pag. 275. [Hier weitere Litteratur.]
- Bordage, E., Fünf vorläufige Mitteilungen in C. R. 1899.
- Boveri, Th., 1. Die Entwicklung von *Ascaris megalocephala* mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschr. Kupffer. 1899. pag. 383.
 2. Über die Polarität des Seeigeleies Verh. phys. med. Ges. Würzburg. N. F. 34. 1901. pag. 145.
 3. Die Polarität von Ovocyte, Ei und Larve des *Strongylocentrotus lividus*. Zool. Jahrb. Anat. Abt. 14. 1901. pag. 630.
 4. Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verh. phys. med. Ges. Würzburg. N. F. 35. 1902. pag. 67.
- Bredig, G., Anorganische Fermente. Leipzig 1901.
- Bütschli, O., 1. Meine Ansicht über die Struktur des Protoplasmas und einige ihrer Kritiker. Arch. Entw. Mech. 11. 1901. pag. 499. [Hierin vollständige Übersicht der Schriften des Verfassers über den Gegenstand].
 2. Mechanismus und Vitalismus. Leipzig 1901.

- Caullery, M., Contributions à l'Étude des Ascidies Composées. Bull. sc. France et Belgique 27. 1895. pag. 1.
- Child, C. M., 1. The Early Development of Arenicola and Sternaspis. Arch. Entw. Mech. 9. 1900. pag. 587.
 2. Abnormalities in the Cestode Moniezia expansa Biol. Bull. 1. 1900. pag. 215 u. 261.
 3. Fission and Regulation in Stenostomum leucops. Biol. Bull. 2. 1901. pag. 329.
- Conklin, E. G., Protoplasmic movement as a factor of differentiation. Biol. Sect. Woods Holl in 1898. 1899.
- Correns, C., Die Ergebnisse der neuesten Bastardforschungen für die Vererbungslehre. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 19. 1902. pag. 71. [Hierin vollständige Litteratur über den Gegenstand].
- Crampton, H. E., 1. Reversal of Cleavage in a sinistral Gasteropod. Ann. New York Acad. Sc. 8. 1894. pag. 167.
 2. An experimental Study upon Lepidoptera. Arch. Entw. Mech. 9. 1899. pag. 293.
- Davenport, C. B., 1. Statistical Study of Variation. New York and London 1899.
 2. A History of the Development of the quantitative Study of Variation. Science N. S. 12. 1900. pag. 864.
 3. The aims of the quantitative Study of Variation. Biol. Lect. Woods Holl in 1899. 1900.
- Davydoff, C., Beiträge zur Kenntnis der Regenerationserscheinungen bei den Ophiuren. Zeitschr. wiss. Zool. 69. 1901. pag. 202.
- Delage, Y., 1. Études sur la mérogonie. Arch. Zool. exp. 3 sec. 7. 1899. pag. 363.
 2. Sur l'interprétation de la fécondation mérogonique. Ebenda 7. 1900. pag. 511.
 3. Études expérimentales chez les Echinodermes. Ebenda 9. 1901. pag. 285.
- Delage, Y. et M., Sur les relations entre la Constitution chimique des produits sexuels et celle des solutions capables à déterminer la parthénogénèse. C. R. 131. 1900. pag. 1225.
- Derjugin, K. M., Beobachtungen über die ersten Stadien der Entwicklung bei den Eiern von Perca fluviatilis unter normalen und künstlichen Bedingungen. Arb. Ges. Naturforsch. Petersburg. 32. 1901.
- Dimon, A. C., Experiments on Cutting off parts of the Cotyledons of Pea and Nasturtium seeds. Biol. Bull. 2. 1901. pag. 209.
- Doflein, F., Über die Vererbung von Zelleigenschaften. Verh. D. Zool. Ges. 1900. pag. 135.
- Driesch, H., 1. Von der Allgemeingültigkeit wissenschaftlicher Aussagen. Biol. Centr. 20. 1900. pag. 15.
 2. Studien über das Regulationsvermögen der Organismen 4. Die Verschmelzung der Individualität bei Echinidenkeimen. Arch. Entw. Mech. 10. 1900. pag. 411.
 3. Die isolierten Blastomeren des Echinideneies. Ebenda pag. 362.
 4. Studien etc. 5. Ergänzende Beobachtungen an Tubularia. Ebenda 11. 1901. pag. 186.
 5. Die organischen Regulationen. Leipzig 1901.
 6. Zwei Beweise für die Autonomie von Lebensvorgängen. Verl. Intern. Zool. Kongress Berlin 1901. pag. 433.
 7. Kritisches und Polemisches I. Die Metamorphosen der Entwicklungsphysiologie. Biol. Centr. 22. 1902. pag. 151.
 8. Dto. II. Zur „Mutationstheorie“. Ebenda pag. 181.

9. Dto. III. Anhänger und Gegner der Lehre von der Lebensautonomie. Ebenda pag. 439.
10. Über ein neues harmonisch-équipotentielles System und über solche Systeme überhaupt. Arch. Entw. Mech. 14. 1902. pag. 227.
11. Studien etc. 6. Die Restitutionen der *Clavellina lepadiformis*. Ebenda pag. 247.
12. Neue Ergänzungen zur Entwicklungsphysiologie des Echinidenkeimes. Ebenda pag. 500.
13. Studien etc. 7. Zwei neue Regulationen bei *Tubularia*. Ebenda pag. 582.
- Duncker, G., Variation und Asymmetrie bei *Pleuronectes flesus*. Wiss. Meeresunt. N. F. 3. Abt. Helgol. 1900. pag. 335.
- Endres, E., Über Anstich- und Schnürversuche an Eiern von *Triton taeniatus*. 78. Jahr. Ber. Schles. Ges. Nat. Kult. Z. Bot. Sekt. 1896. pag. 27.
- Féré, Ch. et Lutier, A., Nouvelles observations sur les Tératomes expérimentales. Arch. Anat. mikr. 3. 1900. pag. 337.
- Fischel, A., 1. Über die Regeneration der Linsen. Anat. Hefte. 14. 1900. pag. 1.
2. Zur Frage der Linsenregeneration. Anat. Anz. 18. 1900. pag. 824.
3. Weitere Mitteilungen über die Regeneration der Linsen. Arch. Entw. Mech. 15. 1902. pag. 1.
- Fischer, E., 1. Transmutation der Schmetterlinge infolge von Temperaturänderungen. Berlin 1895.
2. Neue experimentelle Untersuchungen und Betrachtungen über das Wesen und die Ursachen der Aberrationen in der Faltergruppe *Vanessa*. Berlin 1896.
3. Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Allg. Zeitschr. Entomol. 6. Nr. 4. 1901.
- Forsmann, J., 1. Über die Ursachen, welche die Wachstumsrichtung der peripheren Nerven bei der Regeneration bestimmen. Beitr. path. Anat. 24. 1898. pag. 56.
2. Zur Kenntnis des Neurotropismus. Ebenda 27. 1900.
- Fränkel, L. und Cohn, F., Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Corpus luteum auf die Insertion des Eies. Anat. Anz. 20. 1901. pag. 294.
- Francotte, P., Recherches sur la maturation, la fécondation et la segmentation chez les Polyclades. Bull. Acad. Belg. sér. 3. 83. 1897. pag. 278.
- Fuld, E., Über Veränderungen der Hinterbeinknochen von Hunden infolge Mangels der Vorderbeine. Arch. Entw. Mech. 11. 1901. pag. 1.
- Galeotti, G. e Villa Santa, G., Sugli innesti con cellule embrionali tra tessuti ontogeneticamente affini. Arch. Entw. Mech. 13. 1901. pag. 213.
- Galloway, T. W., Studies on the cause of the accelerating effect of Heat upon growth. Amer. Natur. 34. 1900. pag. 949.
- Gebhardt, W., 1. Über den funktionellen Bau einiger Zähne. Arch. Entw. Mech. 10. 1900. pag. 135.
2. Über funktionell wichtige Anordnungsweisen der gröberen und feineren Bauelemente des Wirbeltierknochens. I. Allgemeiner Teil. Ebenda 11. 1901. pag. 383 und 12. 1901. pag. 1 und pag. 167.
- Gerassimow, J. J., Die Abhängigkeit der Grösse der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Zeitschr. allg. Physiol. 1. 1902. pag. 220.
- Giard, A., 1. Recherches sur les Ascidies composées. Arch. Zool. Exp. 1. 1872. (Die Regenerationsversuche auf pag. 566).
2. Sur le développement parthénogénétique de la microgamète des Métazoaires. C. R. soc. Biol. 11. ser. 1. 1899. pag. 857.

3. Les idées de Hans Driesch sur les globules polaires. *Ebenda* 52. 1900. pag. 44.
 4. Sur le Déterminisme de la métamorphose. *Ebenda* 1900. 10 févr.
 5. Pour l'histoire de la mérogonie. *Ebenda* 53. 1901. pag. 875.
- Giard, A. et Caullery, M., Sur l'hibernage de la *Clavelina lepadiformis*. *C. R.* 123. 1896. pag. 318.
- Giardina, A., Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nel *Dytiscus*. *Intern. Monatschr. Anat. u. Phys.* 18. 1901. pag. 1.
- Godelmann, R., Beiträge zur Kenntnis von *Bacillus Rossii*. *Arch. Entw. Mech.* 12. 1901. pag. 265.
- Godlewski, E., Über die Einwirkung des Sauerstoffes auf die Entwicklung von *Rana temporaria* und Versuch der quantitativen Bestimmung des Gaswechsels in den ersten Entwicklungsstadien. *Arch. Entw. Mech.* 11. 1901. pag. 585. (Vorl. Mitt. in *Bull. intern. Acad. sc. Cracovie* Juli 1900).
- Goebel, K., Über Regeneration im Pflanzenreich. *Biol. Centr.* 22. 1902. pag. 385.
- Haecker, V., 1. Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge. *Anat. Anz.* 17. 1900. pag. 9.
2. Über die Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz vom Ei bis zu den Fortpflanzungszellen. *Ebenda* 20. 1902. pag. 440.
- Hallez, P., Régénération et hétéromorphose *Rev. scient.* 5. 1899. pag. 12.
- Hammar, J., Ist die Verbindung zwischen den Blastomeren wirklich protoplasmatisch und primär? *Arch. mikr. Anat.* 55 1900. pag. 313.
- Hanseman, D., Einige Zellprobleme und ihre Bedeutung für die wissenschaftliche Begründung der Organtherapie. *Verh. Ges. Naturf. u. Ärzte Aachen* 1901. I. pag. 130.
- Hargitt, Ch. W., 1. Experimental Studies upon *Hydromedusae*. *Biol. Bull.* 1. 1899. pag. 35.
2. A Contribution to the natural history and development of *Penaria tiarella*. *Amer. Nat.* 34. 1900. pag. 387.
- Hazen, A. P., 1. The Regeneration of a Head instead of a Tail in an Earthworm. *Anat. Anz.* 16. 1899. pag. 536.
2. Regeneration in *Hydractinia* and *Podocoryne*. *Amer. Nat.* 36. 1902. pag. 193.
 3. The Regeneration of an Oesophagus in the *Anemone Sagartia luciae*. *Arch. Entw. Mech.* 14. 1902. pag. 592.
- Hefferan, M., Experiments in Grafting *Hydra*. *Arch. Entw. Mech.* 13. 1902. pag. 565.
- Heider, K., Das Determinationsproblem *Verh. Zool. Ges.* 1900. pag. 15.
- Heincke, F., Naturgeschichte des Herings. 1. Hälfte. *Abh. dtsh. Seefischerei* Ver. 2. 1898. (Referat von Duncker im *Biol. Centr.* 19. 1899. pag. 363).
- Herbst, C., 1. Über die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen. III. Weitere Versuche mit total exstirpierten Augen. *Arch. Entw. Mech.* 9. 1899. pag. 215.
2. Dto. IV. Versuche mit teilweise abgeschnittenen Augen. *Ebenda* pag. 257.
 3. Über das Auseinandergehen von Furchungs- und Gewebezellen in kalkfreiem Medium. *Ebenda* 9. 1900. pag. 424.
 4. Über die zur Entwicklung der Seeigellarven notwendigen anorganischen Stoffe, ihre Rolle und ihre Vertretbarkeit. II. Die Vertretbarkeit der notwendigen Stoffe durch andere ähnlicher chemischer Natur. *Ebenda* 11. 1901. pag. 617.
 5. Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Leipzig 1901.
 6. Über die Regeneration etc. V. Weitere Beweise für die Abhängigkeit der Qualität des Regenerates von den nervösen Centralorganen. *Arch. Entw. Mech.* 13. 1901. pag. 436.

7. Vorläufige Übersicht über die Rolle der zur Entwicklung der Seeigellarven notwendigen anorganischen Stoffe. Verh. nat. med. Verein Heidelberg 7. 1902. pag. 367.

- Herlitzka, A., Nouvelles recherches sur le développement des blastomères isolées. Arch. Ital. Biol. 35. 1901. pag. 132.
- Hertwig, O., Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Einleitung. Jena 1901.
- His, W., Das Prinzip der organbildenden Keimbezirke und die Verwandtschaft der Gewebe. Arch. Anat. Phys. Anat. Abt. 1901. pag. 307.
- Hofmeister, F., Die chemische Organisation der Zelle. Verh. Vers. Dtsch. Naturf. u. Ärzte Hamburg 1901; auch separat; auch Naturw. Rundsch. 16. 1901. pag. 581.
- Holmes, S. J., 1. Reversal of cleavage in *Ancylus* Amer. Nat. 33. 1899. pag. 871.
2. The early development of *Planorbis*. Journ. Morph. 16. 1900. pag. 369.
- Janda, V., Über die Regeneration des centralen Nervensystems und Mesoblastes bei *Rhynchelmis*. Sitzber. böhm. Ges. Wiss. 1902.
- Jennings, H. S., 1. The Psychology of a Protozoon. Amer. Journ. Psych. 10. 1899.
2. The Behaviour of unicellular Organisms. Biol. Lect. Woods Holl in 1899. 1900. pag. 93. [Spezialarbeiten desselben Verfassers in den Bänden des American Journal of Physiology.]
- Iwanzoff, N., Über die physiologische Bedeutung des Prozesses der Eireifung. Bull. Soc. Nat. Moscou 1897. pag. 355.
- Kassowitz, M., Allgemeine Biologie I. u. II. Wien 1899.
- Kathariner, L., 1. Über die bedingte Unabhängigkeit des polar differenzierten Eies von der Schwerkraft. Arch. Entw. Mech. 12. 1901. pag. 597.
2. Weitere Versuche über die Selbstdifferenzierung des Froscheies. Ebenda 14. 1902. pag. 290.
- Kelly, A., Beiträge zur mineralogischen Kenntnis der Kalkausscheidungen im Tierreich. Jen. Zeitschr. 35. 1900. pag. 429.
- King, H. D., 1. Further Studies on Regeneration in *Asterias vulgaris*. Arch. Entw. Mech. 9. 1900. pag. 724.
2. Observations and Experiments on Regeneration in *Hydra viridis*. Ebenda 13. 1902. pag. 135.
3. Experimental Studies on the Formation of the Embryo of *Bufo lentiginosus*. Ebenda. 13. 1902. pag. 544.
- Klatt, G., Über den Bastard von Stieglitz und Kanarienvogel. Arch. Entw. Mech. 12. 1901. pag. 414 u. 471.
- Klebs, G., Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. III. Allgemeine Betrachtungen. Jahrb. wiss. Bot. 35. 1900. pag. 1.
- Kny, L., Über den Einfluss von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich teilenden Pflanzenzellen. Jahrb. wiss. Bot. 37. 1901. pag. 55.
- Kopsch, Fr., 1. Die Organisation der Hemididymi und Anadidymi der Knochenfische. Intern. Monatschr. Anat. Phys. 16. 1899.
2. Über das Verhältnis der embryonalen Achsen zu den drei ersten Furchungsebenen beim Frosch. Ebenda 17. 1900.
- Korschelt, E. und Heider, H., Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil. 1. Jena. 1902.
- Kroeber, J., An experimental demonstration of the regeneration of the Pharynx of *Allolobophora* from Entoderm. Biol. Bull. 2. 1900. pag. 105.
- Küster, E., Beiträge zur Anatomie der Gallen. Flora 1900.
- Labbé, A., La Cytologie expérimentale. Paris 1898.
- Lemon, C. C., Notes on the Physiology of Regeneration of Parts in *Planaria maculata*. Biol. Bull. 1. 1900. pag. 193.

- v. Lendenfeld, R., Über eine eigentümliche Art der Sprossbildung bei Campanulariden. Zool. Anz. 1888. pag. 41.
- Lillie, F. R., 1. Adaptation in Cleavage. Biol. Lect. Woods Holl in 1897/98. 1899. pag. 43.
 2. Some notes on Regeneration and Regulation in Planarians. I. The source of material in new parts and Limits of size. Amer. Nat. 34. 1900 pag. 178.
 3. Dto. II—IV. Amer. Journ. Physiol. 6. 1901. pag. 129.
 4. The Organisation of the Egg of Unio based on a study of its Maturation, Fertilization and Cleavage. Journ. Morph. 17. 1901. pag. 227.
 5. Differentiation without cleavage in the Egg of the Annelid Chaetopterus pergamentaceus. Arch. Entw. Mech. 14. 1902. pag. 477.
- Loeb, J., 1. On Ion Proteid Compounds and their rôle in the mechanics of life phenomena. I. The Poisonous character of a pure NaCl solution. Amer. Journ. Physiol. 3. 1900. pag. 327. [Hier auch frühere eigene und fremde Litteratur.]
 2. On the different effect of ions upon myogenic and neurogenic rhythmical contractions and upon embryonic and muscular tissue. Ebenda pag. 388.
 3. On the artificial production of normal larvae from unfertilized Eggs of the sea urchin. Ebenda pag. 434. (Vorl. Mitt. Ebenda 1899. pag. 135.)
 4. On the transformation and regeneration of organs. Ebenda 4. 1900. pag. 60.
 5. Further experiments on artificial parthenogenesis and the nature of the process of fertilization. Ebenda pag. 178.
 6. Experiments on artificial parthenogenesis in Annelids and the nature etc. Ebenda 1901. pag. 423. [Der Inhalt der Arbeiten 1—6 gehört wenigstens z. T. der Entwicklungsphysiologie an; über den Einfluss von Salzen auf Muskelkontraktion handelten mehrere andere Arbeiten Loeb's in derselben Zeitschrift. Im gleichen Journal finden sich zahlreiche Arbeiten anderer Autoren über künstliche Parthenogenese und über den Einfluss von Salzen auf Organfunktionen, welche aber nicht eigentlich entwicklungsphysiologisch sind.]
 7. Über den Einfluss der Wertigkeit und möglicherweise der elektrischen Ladung von Ionen auf ihre antitoxische Wirkung. Pflügers Arch. 88. 1901. pag. 68. (S. auch Amer. Journ. Physiol. 6. 1902. pag. 411).
 8. Über Methoden und Fehlerquellen der Versuche über künstliche Parthenogenese. Arch. Entw. Mech. 13. 1902. pag. 481.
- Loeb, J. and Lewis, W., On the Prolongation of the Life of the unfertilized Eggs of Sea-Urchins by Potassium Cyanide. Amer. Journ. Physiol. 6. 1902. pag. 305.
- Lyon, E. P., Effects of Potassium Cyanide and of lack of oxygen upon the fertilized eggs and the Embryos of the Sea-Urchin. Amer. Journ. Physiol. 7. 1902. pag. 56.
- Maas, O., Experimentelle Untersuchungen über die Eifurchung. Sitzber. Ges. Morph. Phys. München. 1901. pag. 1.
- Massart, J., La cicatrization chez les végétaux. Bruxelles. 1898.
- Mead, A. D., 1. The Early Development of Marine Annelids Journ. Morph. 13. 1897. pag. 227.
 2. The rate of cell division and the function of the centrosome. Biol. Lect. Woods Holl in 1896/97. 1898. pag. 203.
 3. The Cell origin of the Prototroch. Ebenda in 1898. 1899. pag. 113.
- Mitrophanow, P., Teratogenetische Studien III. Einfluss der veränderten Respirationsbedingungen auf die erste Entwicklung des Hühnerembryos. Arch. Entw. Mech. 10. 1900. pag. 1.
- Monti, R., 1. L'eteromorfosi nei Dendroceli d'acqua dolce ed in particolare nella Planaria alpina. Rend. Ist. Lomb. Milano. ser. 2. 32. 1899.
 2. La rigenerazione nelle planarie marine. Mem. Ist. Lomb. 19. 1900.

- Moore, A., Further Evidence of the Poisonous Effects of a pure NaCl Solution. Amer. Journ. Physiol. 4. 1900. pag. 386.
- Morgan, T. H., 1. Some Problems of Regeneration. Biol. Lect. Woods Holl in 1897/98. 1899. pag. 198.
2. Regeneration of tissue composed of parts of two species. Biol. Bull. 1. 1899. pag. 7.
3. Regeneration in the Hydromedusa Gonionemus. Amer. Nat. 33. 1899. pag. 939.
4. Regeneration: Old and new Interpretation. Biol. Lect. Woods Holl in 1899. 1900. pag. 185.
5. Further Experiments on the Regeneration of the Appendages of the Hermit-Crab. Anat. Anz. 17. 1900. pag. 1.
6. Regeneration in Bipalium. Arch. Entw. Mech. 9. 1900. pag. 563.
7. Regeneration in Planarians. Ebenda 10. 1900. pag. 58.
8. Regeneration in Teleosts. Ebenda pag. 120.
9. Further Studies on the Action of Salt solutions and of other Agents on the Eggs of Arbacia. Ebenda pag. 489.
10. (with A. P. Hazen). The Gastrulation of Amphioxus. Journ. Morph. 16. 1900. pag. 569.
11. Further Experiments on the Regeneration of Tissue Composed of parts of two species. Biol. Bull. 2. 1900. pag. 111.
12. The factors that determine Regeneration in Antennularia. Ebenda 1901. pag. 301.
13. Regeneration of Proportionate Structures in Stentor. Ebenda pag. 311.
14. The Problem of Development. Intern. Monthly. 1901. March.
15. Regeneration in Tubularia. Arch. Entw. Mech. 11. 1901. pag. 346.
16. Growth and Regeneration in Planaria lugubris. Ebenda 13. 1901. pag. 179.
17. The Proportionate Development of Partial Embryos. Ebenda pag. 416.
18. Regeneration in the Egg, Embryo and Adult Amer. Natur. 35. 1901. pag. 949.
19. Regeneration. New York and London 1901.
20. Further Experiments on the Regeneration of Tubularia. Arch. Entw. Mech. 13. 1902. pag. 528.
21. Regeneration of the Appendages of the Hermit-Crab and Crayfish. Anat. Anz. 20. 1902. pag. 598.
22. The Dispensibility of Gravity in the Development of the Toads Egg. Ebenda. 21. 1902. pag. 313.
23. Further experiments on the Regeneration of the Tail of Fishes. Arch. Entw. Mech. 14. 1902. pag. 539.
24. Experimental Studies of the Internal Factors of Regeneration in the Earthworm. Ebenda pag. 562.
- Moszkowski, M., 1. Über den Einfluss der Schwerkraft auf die Entstehung und Erhaltung der bilateralen Symmetrie des Froscheies. Arch. mikr. Anat. 60. 1902. pag. 17. [Hierzu Roux, Arch. Entw. Mech. 14. 1902. pag. 300.]
2. Zur Frage des Urmundschlusses bei Rana fusca. Ebenda pag. 407.
- Nestler, A., Über die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkerns und des Protoplasmas. Sitz. Ber. Acad. Wien. 107. Abt. I 1898. pag. 708.
- Neumann, E., Einige Bemerkungen über die Beziehungen der Nerven und Muskeln in den Centralorganen beim Embryo. Arch. Entw. Mech. 13. 1901. pag. 448.

- Noll, F., 1. Über den bestimmenden Einfluss von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln. *Landwirth. Jahrb.* 1900. pag. 361.
 2. Über die Umkehrungsversuche mit *Bryopsis* nebst Bemerkungen über Zellen und Energiden. *Ber. Bot. Ges.* 18. 1900. pag. 444.
 3. Über das Etiologielement der Pflanzen. *Sitzber. Niederrhein. Ges. Naturk. Bonn.* 1901.
 4. Zur Keimungsphysiologie der Cucurbitaceen. *Landwirth. Jahrb.* 1901. *Ergänz. Bd. 1.* pag. 145.
- Nordhausen, M., Untersuchungen über Asymmetrie von Laubblättern höherer Pflanzen nebst Bemerkungen über Anisophyllie. *Jahrb. wiss. Bot.* 37. 1901. pag. 12.
- Nusbaum, J. und Sidorjak, S., Beiträge zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge nach künstlichen Verletzungen bei älteren Bachforellenembryonen. *Arch. Entw. Mech.* 10. 1900. pag. 645.
- Ostwald, W., Die Überwindung des wissenschaftlichen Materialismus. *Verh. Ges. Naturf. u. Ärzte. Lübeck.* 1895. Auch separat.
- Parke, H. H., Variation and Regulation of Abnormalities in *Hydra*. *Arch. Entw. Mech.* 10. 1900. pag. 692.
- Peebles, F., 1. Experiments in Regeneration and Grafting of Hydrozoa. *Arch. Entw. Mech.* 10. 1900. pag. 435.
 2. Further Experiments in Regeneration and Grafting of Hydroids. *Ebenda* 14. 1902. pag. 49.
- Pfeffer, W., 1. Über die Erzeugung und die physiologische Bedeutung der Amitose. (Untersuchungen von A. Nathansohn) *Ber. Sächs. Ges. Wiss. Math. Cl.* 1899. pag. 4.
 2. *Pflanzenphysiologie.* 2. Aufl. Bd. II. 1. Leipzig 1901.
- Prentiss, C. W., A case of incomplete Duplication of Parts and apparent Regulation in *Nereis virens*. *Amer. Nat.* 35. 1901. pag. 563.
- Prowazek, S., Zur Regeneration des Schwanzes der urodelen Amphibien. *Arb. Zool. Inst. Wien.* 13. 1901. pag. 1.
- Przibram, H., 1. Die Regeneration bei den Crustaceen. *Arb. Zool. Inst. Wien.* 11. 1899.
 2. Experimentelle Studien über Regeneration I. u. II. *Arch. Entw. Mech.* 11. 1901. pag. 321 u. 13. 1902. pag. 507.
- Rabes, O., Transplantationsversuche an Lumbriciden. *Arch. Entw. Mech.* 13. 1901. pag. 239.
- Rabl, C., 1. Über den Bau und die Entwicklung der Linse. 3. Teil. *Zeitschr. wiss. Zool.* 67. 1899. pag. 1.
 2. Homologie und Eigenart. *Verh. D. path. Ges.* 1900.
- Rádl, E., Über die Bedeutung des Prinzips von der Korrelation in der Biologie. *Biol. Centr.* 21. 1901. pag. 401.
- Rand, H. W., 1. The Regulation of graft abnormalities in *Hydra*. *Arch. Entw. Mech.* 9. 1899. pag. 161.
 2. The Regenerating nervous system of Lumbricidae and the Centrosome of its nerve cells. *Bull. Mus. Harv. Coll.* 37. 1901. pag. 85.
- Rawitz, B., 1. Versuche über Ephebogenesis. *Arch. Entw. Mech.* 11. 1901. pag. 207.
 2. Neue Versuche über Ephebogenesis. *Ebenda* 12. 1901. pag. 454. [Hierzu Boveri, *Anat. Anz.* 19. 1901. pag. 156.]
- Reinke, F., *Grundzüge der allgemeinen Anatomie.* Wiesbaden 1901.
- Reinke, J., 1. Über *Caulerpa*. *Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. N. F.* 5. 1899.
 2. Einleitung in die theoretische Biologie. Berlin 1901.
 3. Bemerkungen zu O. Bütschli's „Mechanismus und Vitalismus.“ *Biol. Centr.* 22. 1902. [Ferner Abhandlungen in Band 21 derselben Zeitschrift].

- Rhumbler, L., 1. Allgemeine Zellmechanik. Erg. Anat. u. Entw. 8. (für 1898). 1899. pag. 548.
2. Physikalische Analyse und künstliche Nachahmung des Chemotropismus amöboider Zellen. Physik. Zeitschr. 1. Jahrg. 1899. Nr. 3.
3. Über eigentümliche spirale Sprungfiguren in Hühnereiweiss, welches auf einer festen Unterlage eingetrocknet ist. Ebenda.
4. Über ein eigentümliches periodisches Aufsteigen des Kernes an die Zelloberfläche innerhalb der Blastomeren gewisser Nematoden. Anat. Anz. 19. 1901. pag. 60.
5. Die Doppelschalen von Orbitolites und anderer Foraminiferen. Arch. Protist. 1. 1902. pag. 198.
6. Zur Mechanik des Gastrulationsvorganges insbesondere der Invagination. Arch. Entw. Mech. 14. 1902. pag. 401.
- Ritter, W. E. and Congdon, E. M., On the Inhibition by artificial Section of the normal fission plane of Stenostoma. Proc. Calif. Ac. Sc. 2. 1900. pag. 865.
- Rörig, A., Geweihentwicklung und Geweihbildung IV. Abnorme Geweihbildungen und ihre Ursachen. Arch. Entw. Mech. 11. 1901. pag. 225.
- Roux, W., 1. Über die Selbstregulation der Lebewesen. Arch. Entw. Mech. 13. 1902. pag. 610.
2. Bemerkungen über die Achsenbestimmung des Froschembryos und die Gastrulation des Froscheies. Ebenda. 14. 1902. pag. 600. [S. ferner bei Moszkowski und O. Schultze.]
- Saltykow, S., Über Transplantation zusammengesetzter Teile. Arch. Entw. Mech. 9. 1900. pag. 329. Nachtrag ebenda 12. 1901. pag. 656.
- Schaper, A., Beiträge zur Analyse des Wachstums. I. Quellen, Modus und Lokalisation des Wachstums. Arch. Entw. Mech. 14. 1902. pag. 307.
- Schimkewitsch, Wl., 1. Experimentelle Untersuchungen an meroblastischen Eiern. I. Cephalopoden. Zeitschr. wiss. Zool. 67. 1900. pag. 491.
2. Über die Teilung unter künstlichen Bedingungen. Biol. Centr. 22. 1902. pag. 605.
- Schmitt, F., 1. Systematische Darstellung der Doppelembryonen der Salmoniden. Arch. Entw. Mech. 13. 1901. pag. 34.
2. Über die Gastrulation der Doppelbildungen der Forelle. Verh. D. zool. Ges. 1902. pag. 64.
- Schultz, E., 1. Aus dem Gebiete der Regeneration. I. Zeitschr. wiss. Zool. 66. 1899. pag. 605. II. Ebenda 72. 1902. pag. 1.
2. Über Regeneration bei Planarien. (Vorl. Mitt.). Trav. Soc. Nat. Petersbg. 31. 1900. pag. 118.
3. Über Regeneration bei Polycladen. (Vorl. Mitt.). Zool. Anz. 24. 1901. pag. 527.
4. Über das Verhältnis der Regeneration zur Embryonalentwicklung und Knospung. Biol. Centr. 22. 1902. pag. 360.
- Schultze, L., Die Regeneration des Ganglions von Ciona intestinalis. Jen. Zeitschr. 33. N. F. 26. 1899. pag. 263.
- Schultze, O., 1. Über die Einwirkung niederer Temperatur auf die Entwicklung des Frosches. Anat. Anz. 16. 1899. pag. 144.
2. Über den Einfluss des Luftmangels auf die erste Entwicklung des Eies. Verh. Phys. Med. Ges. Würzburg. 32. 1899. pag. 191.
3. Über das erste Auftreten der bilateralen Symmetrie im Verlauf der Entwicklung. Arch. mikr. Anat. 55. 1899. pag. 171. (Dazu Roux, Arch. Entw.-Mech. 9. 1900. pag. 494).

4. Über die Notwendigkeit der freien Entwicklung des Embryo. Ebenda pag. 202. (Dazu Roux, Arch. Entw.-Mech. 9. 1900. pag. 479.)
 5. Zur Frage von der Bedeutung der Schwerkraft für die Entwicklung des tierischen Embryo. Ebenda 56. 1900. pag. 309. (Dazu Roux, Arch. Entw.-Mech. 10. 1900. pag. 244.)
- Schwendener, S., Zur Theorie der Blattstellungen. Sitzber. Acad. Berlin. 1901. pag. 556.
- Spemann, H., 1. Experimentelle Erzeugung zweiköpfiger Embryonen. Sitzber. Phys. med. Ges. Würzburg. 1900.
2. Entwicklungsphysiologische Studien am Triton-Ei. Arch. Entw.-Mech. 12. 1901. pag. 224.
 3. Über Korrelationen in der Entwicklung des Auges. Verh. Anat. Ges. 1901. pag. 61.
- Standfuss, M., Gesamtbild der bis Ende 1898 an Lepidopteren vorgenommenen Temperatur- und Hybridationsexperimente. Insektenbörse 16. 1899.
- Steinbrück, H., Über die Bastardbildung bei *Strongylocentrotus lividus* (♂) und *Sphaerechinus granularis* (♀). Arch. Entw.-Mech. 14. 1902. pag. 1.
- Stempel, W., Über die Bildungsweise und das Wachstum der Muschel- und Schnecken-schalen. Biol. Centr. 20. 1900. pag. 595.
- Stevens, N. M., 1. Notes on Regeneration in *Planaria lugubris*. Arch. Entw.-Mech. 13. 1901. pag. 396.
2. Regeneration in *Tubularia mesembryanthemum*. I. Ebenda pag. 410. II. Ebenda 15. 1902. pag. 319.
- Tonkoff, W., Experimentelle Erzeugung von Doppelbildungen bei Triton. Sitzber. Akad. Berlin 1900. pag. 794.
- Tornier, G., 1. Das Entstehen von Käfermissbildungen besonders Hyperantennie und Hypermelie. Arch. Entw.-Mech. 9. 1900. p. 501.
2. Über Amphibiengabelschwänze und einige Grundgesetze der Regeneration. Zool. Anz. 23. 1900. pag. 233.
 3. Bein- und Fühlerregeneration bei Käfern und ihre Begleiterscheinungen. Ebenda 24. 1901. pag. 634.
 4. Neues über das natürliche Entstehen und experimentelle Erzeugen überzähliger und Zwillingsbildungen. Ebenda pag. 488.
 5. Überzählige Bildungen und die Bedeutung der Biologie für die Biotechnik. Verh. V. Intern. Zool. Kongr. Berlin 1901. pag. 467.
- Torrey, H. B., Some facts concerning Regeneration and Regulation in *Renilla*. Biol. Bull. 2. 1901. pag. 355.
- Treadwell, A. L., Notes on the Nature of „artificial parthenogenesis“ in the Egg of *Podarke obscura*. Biol. Bull. 3. 1902. pag. 235.
- Veraguth, O., Über nieder differenzierte Missbildungen des Centralnervensystems. Arch. Entw.-Mech. 12. 1901. pag. 53.
- Vernon, H. M., 1. Cross fertilization among Echinoids. Arch. Entw.-Mech. 9. 1900. pag. 464.
2. Certain laws of Variation I. The Reaction of developing organisms to Environment. Proc. Roy. Soc. 67. 1900. pag. 85.
- Vöchting, H., 1. Zur Physiologie der Knollengewächse. Jahrb. wiss. Bot. 34. 1899. pag. 1.
2. Über die Keimung der Kartoffelknollen. Bot. Zeitg. 1902. pag. 87.
- Voigt, W., Künstlich hervorgerufene Neubildung von Körperteilen bei Strudelwürmern. Sitz.-Ber. Niederrhein. Ges. Bonn. 1899. pag. 25.
- de Vries, H., Die Mutationstheorie I. Leipzig 1901. (Ferner Abhandlungen über Bastarde in den C. R.).

- v. Wagner, F., Beiträge zur Kenntnis der Reparationsvorgänge bei *Lumbriculus*. I. Zool. Jahrb. Anat. Abt. 13. 1900. pag. 608.
- Wasmann, E., Gibt es thatsächlich Arten, die heute noch in der Stammesentwicklung begriffen sind? Biol. Centr. 21. 1901. pag. 689.
- Weismann, A., 1. Thatsachen und Auslegungen in Bezug auf Regeneration. Anat. Anz. 15. 1899. pag. 445. Auch separat.
2. Vorlesungen über Descendenztheorie. Jena 1902.
- Wendelstadt, H., Über Knochenregeneration. Arch. mikr. Anat. 57. 1901. pag. 798.
- Wetzel, G., Drei abnorm gestaltete Eier von *Tropidonotus natrix*. Anat. Anz. 18. 1900. pag. 425.
- Wilson, E. B., 1. Cell Lineage and Ancestral Reminiscence. Biol. Lect. Woods Holl in 1897/98. 1899. pag. 21.
2. Some Aspects of Recent biological Research. The Intern. Monthly July 1900.
3. The Cell in Development and Inheritance. 2. Aufl. New York and London 1900.
4. Aims and methods of study in natural history. Science 13. 1901. pag. 14.
5. Experimental Studies in Cytology. I. A cytological study of artificial parthenogenesis in Sea-urchin Eggs. Arch. Entw.-Mech. 12. 1901. pag. 529.
6. Dto. II. Some Phenomena of Fertilization and Cell-Division in Etherized Eggs. Ebenda 13. 1901. pag. 383.
7. Dto. III. The Effect on cleavage of artificial obliteration of the first cleavage furrow. Ebenda 13. 1901. pag. 373.
- Winkler, G., Die Regeneration des Verdauungsapparates bei *Rhynchelmis limosella*. Sitz.-Ber. böhm. Ges. Wiss. 1902.
- Winkler, H., 1. Über den Einfluss äusserer Faktoren auf die Teilung der Eier von *Cystosira barbata*. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1900. pag. 297.
2. Über Polarität, Regeneration und Heteromorphose bei *Bryopsis*. Jahrb. wiss. Bot. 35. 1900. pag. 449.
3. Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen I. Ebenda 36. 1901. pag. 1.
4. Über Merogonie und Befruchtung. Ebenda pag. 753.
5. Über die Regeneration der Blattspreite bei einigen Cyklamenarten. Ber. Bot. Ges. 20. 1902. pag. 81.
- Wolff, G., 1. Entwicklungsphysiologische Studien II. Weitere Mitteilungen zur Regeneration der Urodelenlinse. Arch. Entw.-Mech. 12. 1901. pag. 307. (S. auch Anat. Anz. 18. 1900. pag. 136.)
2. Mechanismus und Vitalismus. Leipzig 1902.
3. Die physiologische Grundlage der Lehre von den Degenerationszeichen. Virch. Arch. 169. 1902. pag. 308.
- Zeleny, Ch., A case of compensatory Regulation in the Regeneration of *Hydroides dianthus*. Arch. Entw.-Mech. 13. 1902. pag. 597.
- Ziegler, K., Zur Postgenerationsfrage. Anat. Hefte. 19. 1901. pag. 8.
- Zingerle, H., Über Störungen der Anlage des Centralnervensystems, auf Grundlage der Untersuchung von Gehirn-Rückenmark-Missbildungen. Arch. Entw.-Mech. 14. 1902. pag. 65.
- Zur Strassen, O., Über die Lage der Centrosomen in ruhenden Kernen. Arch. Entw.-Mech. 12. 1901. pag. 134.

Inhalts-Verzeichnis.

	pag.
I. Einleitung	797
1. Programm der Untersuchung	797
2. Zur rationellen Methodik	798
3. Lehrbücher, allgemeine Darstellungen	801
II. Das erste Problem der Entwicklungsphysiologie. Die pro- spektive Potenz der Blastomeren	808
III. Orientierung über die Einzelprobleme der Entwickelungs- physiologie	820
IV. Von der Verteilung der Potenzen im Keimganzen	824
1. Primäre Potenzen	824
2. Sekundäre Potenzen	829
a) Harmonisch-äquipotentielle Systeme	830
b) Einfache äquipotentielle Systeme	832
c) Aktivierung gehemmter Potenzen	833
d) Äquipotentielle Systeme mit komplexen Potenzen	833
3. Zur Charakteristik der verschiedenen Arten von Formbildungssystemen	837
V. Von den Mitteln der Formbildung	843
1. Von den äusseren Mitteln der Formbildung	846
a) Energiequellen	846
α) Licht	846
β) Wärme	846
γ) Sauerstoff	847
δ) Osmotischer Druck	848
b) Chemische Mittel	850
2. Von den inneren Mitteln der Formbildung	864
a) Aggregatzustand und Verwandtes	865
b) Histogenese und Verwandtes	867
c) Zellteilung und Verwandtes	869
d) „Organbildende Stoffe“ und ähnliche unbekannte Faktoren	872
e) Aphorismen über Katalyse	876
3. Einiges über die Mittel sekundärer Regulationen	878
VI. Von den Ursachen der Formbildung	880
1. Gegebene strukturelle Ursachen	880
2. Richtungsreize	883
3. Formative Reize	886
a) Äussere Formativreize	887
b) Innere Formativreize	891
α) Kontakt und Verwandtes	891
β) „Nervöse Centren“ als formative Reizquelle	894
γ) Die Geschlechtsdrüsen als formative Reizquelle	898
δ) „Funktionelle Anpassung“	900
ϵ) Über die eigentliche Natur innerer formativer Reize	902
4. Selbstdifferenzierung	904
5. Unbekanntes. — Autonomie. — Entelechie	906
6. Über Reize, welche sekundäre Formregulationen hervorrufen	912
7. Anhang: Umwandelnde Reize	919

	pag.
VII. Von der Spezifität ontogenetischer Effekte	922
A. Allgemeines	922
B. Spezielles	928
1. Die Konstanz der Grösse und Form von Zellen und höheren Einheiten	928
2. Über das entwicklungsfähige Keimesminimum	934
3. Von der Beendigung morphogener Elementarprozesse	937
VIII. Das Ganze der Ontogenese. Der Cyklus der Formbildung.	
Vererbung	989

I. Einleitung.

1. Programm der Untersuchung.

Als Fortsetzung meines vor 3 Jahren erschienenen Berichtes über die „Resultate und Probleme der Entwicklungsphysiologie der Tiere“ stellt sich dieser Aufsatz dar, als Fortsetzung insofern, als er eine durch den Verlauf der Forschung bedingte Ergänzung zu ihm bildet, der weitere Ergänzungen folgen sollen.

Die Gesichtspunkte, die mich bei seiner Abfassung leiteten, sind daher dieselben wie damals: wiederum soll nicht vorwiegend eigentliches Detail gebracht werden, um so weniger als solches seitens Barfurths und in der „Année biologique“ in Form wahrer „Referate“ in erschöpfender Weise geschieht; wiederum soll die Unterordnung unter, die Einordnung in ein Ganzes, in ein Begriffssystem, die Hauptsache sein.

Um die Verwandtschaft dieses Aufsatzes mit dem früheren deutlich zu markieren, habe ich die Einteilung der damals angewandten so ähnlich, wie es nur anging, gestaltet. Es wird dadurch die Benützung beider Arbeiten nebeneinander erleichtert werden.

Ganz dieselbe Einteilung zu Grunde zu legen ging allerdings nicht wohl an: einmal haben sich im Verlauf der verfloßenen 3 Jahre gewisse früher mehr nur implicite vorliegende Probleme schärfer als gesonderte in den Vordergrund gedrängt, das gilt z. B. von den Fragen nach der Bedeutung der Katalyse und der Konstanz der Zellengrösse; ihrer Behandlung sind daher neue Sonder-Kapitel gewidmet worden. Zum anderen sind eben durch die frühere Arbeit gewisse Probleme ihrer Sonderstellung beraubt und allgemeineren Fragestellungen eingereiht worden: die „funktionelle Anpassung“ bedarf daher z. B. keines gesonderten Ober-Abschnittes mehr, sondern kann bei der Erörterung der formativen Reize mit abgehandelt werden, und das Kapitel über

die Verteilung der Potenzen im Keimganzen kann nunmehr alles über harmonisch äquipotentielle Systeme Ermittelte in sich mit enthalten, nachdem einmal der allgemeine Beweis geführt ist, dass Studium der Potenzverteilung in gewissen Fällen zur Einsicht in die Autonomie von Lebensphänomenen führt. Dadurch kommen also die Abschnitte VI. 5. (funktionelle Anpassung) und VII. (Lokalisationsproblem) als solche in Wegfall; eine feinere Gliederung gewisser anderen Haupt- und Oberabschnitte ersetzt sie jetzt. Die Lektüre des Aufsatzes selbst wird ergeben, dass noch an einigen anderen Stellen in entsprechender Weise vorgegangen ward.

Wiederum steht die tierische Formbildung, sofern sie im strengen Sinne „Entwicklung“ ist, im Vordergrund des Interesses. „Sekundäre Regulationen“ werden zwar etwas mehr Berücksichtigung finden als früher, aber doch vorwiegend nur insoweit, als sie Formbildung, weniger insoweit, als die Regulatorik darstellen; in letzterer Hinsicht mag auf meine „Organischen Regulationen“ (5) verwiesen sein.

Das Litteraturverzeichnis bringt wieder alle mir bekannt gewordenen Arbeiten zur rationellen Morphologie, auch solche, die sich auf spezielle Fragen der Regulationslehre beziehen und im Text vielleicht gar nicht genannt werden. Einige wenige früher übersehene Arbeiten sind nachgetragen und als solche durch Fettdruck der Jahreszahl markiert. Mit der Nennung und Erörterung von Arbeiten aus Grenzgebieten (Botanische Formphysiologie, Umwandlungslehre etc.) bin ich durchaus nach subjektivem Ermessen vorgegangen.

2. Zur rationellen Methodik.

Vorurteilslosigkeit, das ist unsere vornehmste Methode.

Wir wissen gar nichts vor der Untersuchung, es seien denn denknotwendige Sätze, Axiome; wir glauben auch nichts vor ihr, und „Sympathie“ und ihr Gegenteil gehen uns auch nichts an.

Damit stehen wir unter anderem zum physico-chemischen Dogmatismus in völligem Gegensatz¹⁾. Unsere Vorurteilslosigkeit hat, wie uns dünkt, schon gute Früchte getragen, sie vermittelte uns an zwei Punkten die Einsicht in fundamentales Lebensgeschehen. Möchte doch

¹⁾ Natürlich in noch grösserem Gegensatz zum Darwinismus. Dieser leugnete von vornherein nicht nur eine besondere Gesetzmäßigkeit, sondern auch ein besonderes Geartetsein der Lebensvorgänge; der physico-chemische Dogmatismus giebt, in der Form der Maschinentheorie, wenigstens letzteres, in Form der „gegebenen Struktur“ zu; die vorurteilslose Ansicht weiss vor der Untersuchung von beiden weder in positivem noch in negativem Sinne etwas.

auch die „reine Physiologie“, anstatt im Leben nur Physik und Chemie zu suchen und daher auch nur zu finden, den von uns genannten ersten Charakterzug aller wissenschaftlichen Methodik sich zu eigen machen. —

Äusserungen über wissenschaftliche Methodik im einzelnen wiederzugeben, ist nicht gut möglich, es kann sich nur um Hinweise auf die Originallitteratur handeln:

Meine Angriffe [I. 33] auf den Wert der Vergleichung haben nur wenig gedruckte, (aber wohl um so mehr ungedruckte) Entgegnung erfahren. Meine These war diese, dass Formvergleichung ohne höhere rationelle Mittel, kraft deren sich die Einzigmöglichkeit der Kategorien eines Systems vielleicht ergäbe, nur katalogisieren könne, dass aber jene höheren Mittel zur Zeit fehlen, und dass die Phylogenie, zumal grossen Stils, abgesehen davon, dass sie im besten Falle nur Historie sei, in der Luft schwebe. Im besonderen wies ich auf die Dunkelheiten des Begriffes „homolog“ hin: „Homologie“ sei ein rein praktischer Begriff, nichts fest Greifbares und Definierbares, er bezeichne nur in ganz unbestimmter Art das am meisten (nach Lage, Funktion etc.) Ähnliche resp. das am wenigsten Unähnliche¹⁾. Wilson [4] bekämpft diese Ansicht, aber in rein subjektiver Weise, ebenso Bergh; Morgan (14) denkt zumal über die Phylogenie ähnlich wie ich: Formähnlichkeiten der Erwachsenen weisen nach ihm in Strenge nur auf Strukturähnlichkeiten der Eier hin, ein schon vor Jahren bei Goette (I. 1) durchklingender Gedanke.

Man hat sich, wie ich weiss, oft darüber aufgehalten, dass ich nur die rationell subsumierende Problembehandlung „Wissenschaft“ nenne, nicht die bloss klassifikatorisch subsumierende: man bedenke aber doch einmal, ohne sich von Anfang an zu ereifern, dass auf alle Fälle, ganz ohne Rücksicht auf Benennung, Rationalsubsumption und Klassifikation zwei Dinge sind, und dass auf alle Fälle nur erstere, also die Subsumption unter Obersätze oder Oberbegriffe welche ebenso viel oder mehr Merkmale als die Untersätze oder Unterbegriffe enthalten, wirkliche Einsicht, wirkliche logische Befriedigung gewährt²⁾; stösst

1) Zwei Fragen und Antworten zur „Vertiefung“ des Homologiebegriffs durch die Phylogenie:

Was ist homolog? — Was vererbt ist.

Was ist vererbt? — Was homolog ist.

2) Wenn Mach die Vergleichung als Urmethode aller „Wissenschaft“ bezeichnet, so ist das zwar ein richtiger, aber ein allzu allgemeiner Ausspruch. Auf meine Einteilungen kommt man, wenn man die verschiedenen Arten des allgemeinsten Vergleichens näher betrachtet.

man sich also gar zu sehr an meinem terminologischen Vorgehen, so mag man gern das Rationelle Wissenschaft Nr. 1 und die Klassifikation Wissenschaft Nr. 2, und die Historie meiner Wissenschaft Nr. 3 nennen. Dagegen habe ich gar nichts, mir liegt nur daran, dass man überhaupt verschieden benennt und dass man zugesteht, es gebe hier nicht nur Art, sondern auch Rangunterschiede¹⁾.

Über diejenigen logischen Kennzeichen, welche wissenschaftliche Aussagen zu „allgemeingültigen“ machen, stellte ich (1) eine kleine, an die Experimentalresultate der Entwicklungsphysiologie geknüpfte Betrachtung an, die im Original eingesehen werden muss²⁾. Das selbst Ausgeführte steht in Zusammenhang mit meinen Ansichten über wissenschaftliche Begriffsbildung überhaupt; über diese aber braucht hier um so weniger explicite geredet zu werden, als ja dieser Aufsatz selbst, wie der frühere, ein Beispiel für sie ist. —

Ich habe vor Jahren, im Anschluss an das Vorgehen Dreyers [I. 1] als Eliminationsmethode diejenige Art der Forschung bezeichnet, welche durch Aufzeigung ihrer chemischen oder physikalischen Natur gewisse Phänomene aus dem Kreise der Lebensgeschehnisse, und damit gewisse Probleme aus dem Kreise der Biologie eliminiert.

Bütschli (2) hat das als *petitio principii* bezeichnet, in dem Sinne, dass durch solches Vorgehen von vornherein für das Leben eine Sondergesetzlichkeit behauptet werde, da jedem als physikalisch oder chemisch aufgezeigten „Lebens“prozesse eben diese Bezeichnung abgesprochen sei. Ich möchte hier mit kurzen Worten darzuthun versuchen, dass mir dieser Vorwurf ungerechtfertigt, und dass mir die Bezeichnung „Eliminationsmethode“ als zurecht bestehen bleibend erscheint.

Für die unbefangene Betrachtung ist „das Leben“ eine unanalyisierte unbekannte Grösse mit unbekannter Gesetzlichkeit; nur gleichsam praktisch und populär wissen wir, wenn wir einen Weltvorgang einen Lebensprozess zu nennen haben. Die Forschung macht sich nun an dieses Unanalyisierte. Gesetzt, sie findet in ihm gewisse chemische und physikalische Geschehnisse, so scheint es mir durchaus am Platze zu

¹⁾ Dühring nennt historische und systematische Disziplinen, im Gegensatz zum rationalen Wissen, Halbwissenschaften; vielleicht befreundet man sich mit dieser Terminologie.

²⁾ Allgemeingültigkeit, anders gesagt „ideelle Gesetzlichkeit“ verträgt sich sehr wohl mit Zufälligkeit der historischen Realisierung. Wenn Bütschli (2) neuerdings im Interesse des Darwinismus meint, dem Zufall ein so grosses Bereich im Biologischen überlassen zu dürfen, so ist nicht zu übersehen, dass er immer nur Beispiele für historischen Zufall beibringt. Solche Beispiele besagen aber eben gegen wahre Eigengesetzlichkeit gar nichts. Die Gesetze der Lichtbrechung „gelten“ doch auch, wenn ich mich zufällig in einem völlig dunklen Raume befinde.

sein, wenn jetzt gesagt wird, sie habe eben diese Geschehnisse „eliminiert“, nämlich aus dem Unanalysierten herausgeschafft. Das Unanalysierte, Unbekannte bleibt ja doch, nur um wenigens verringert, bestehen; über seine Gesetzlichkeit ist Positives mit allem diesen durchaus nicht ausgesagt, sondern nur dieses, dass sie noch unbekannt und unanalysiert sei.

Nur positiv analytische Forschung kann nach der anderen Seite hin diesen unanalysierten Rest verringern, indem sie aufzeigt, dass ein gewisser Teil des Unanalysierten sicherlich nicht physico-chemisch verständlich, sondern autonom sei, wie ich das für zwei Fälle versucht habe.

Aber selbst, wenn es diese positiv statuierende Forschung nicht gäbe, wäre für jene andere Art der Ausdruck „Eliminationsforschung“ berechtigt, ja, selbst dann, wenn die Ansicht berechtigt wäre, dass sich schliesslich alles durch Aufzeigung seiner chemisch-physikalischen Natur „eliminieren“ liesse. In diesem Falle würde das Ende biologischer Forschung eben die Beseitigung der Biologie bedeuten: es gäbe dann eben keine Elementargesetze für das Lebende, es gäbe keine Biologie als Grundwissenschaft, ebenso wenig wie es im Anorganischen eine Geologie als Grundwissenschaft (sondern nur als Kollektivwissenschaft) giebt, da eben alle sich im Geologischen äussernde Elementargesetzlichkeit chemisch oder physikalisch ist. —

Als methodisches Postulat könnte endlich vielleicht eine Erörterung der Beziehungen der fundamentalen biologischen Einsichten zur allgemeinen Wissenschaft vom Geschehen, also zur sogenannten „Energetik“, erscheinen. An und für sich genommen sind offenbar die beiden Hauptsätze dieser Urwissenschaft, die wir für a priori zu halten geneigt sind, zu weit zur Kennzeichnung des Biologischen; innerhalb ihrer erst zeigen sich die Sonderheiten aller Welt- und daher auch der Lebensphänomene. (Driesch [9]). Eben worin diese Sonderheiten bestehen, das zu ermitteln wird Aufgabe künftiger Forschung sein müssen. In der That halten wir eine ins einzelne gehende Auseinandersetzung der Biologie mit der Energetik für ganz besonders dringend erforderlich.

3. Lehrbücher, allgemeine Darstellungen.

In O. Hertwigs Handbuch der Entwicklungsgeschichte findet sich ein kurzer Abriss der Geschichte der Embryologie bis zum Ende des 19. Jahrhunderts. Es dünkt uns, dass darin die Sonderheit der seit Anfang der achtziger Jahre, zuerst vorwiegend durch W. Roux, angeregten neuen Fragestellungen nicht genügend hervortritt. Auch wird der analytischen Versuche der neunziger Jahre nicht irgendwie

erschöpfend gedacht, das Experimentelle und Rationelle erscheint vielmehr durchaus als blosser Anhang zur Deskription.

An eigentlichen Lehrbüchern der Entwicklungsphysiologie liegen drei Werke vor; die erste Hälfte des allgemeinen Teiles von Korschelt-Heiders Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte, Morgans (19) Buch „Regeneration“ und Teile von F. Reinkes allgemeiner Anatomie.

Die beiden erstgenannten dieser Werke, die ein lebhaft gefühltes Desiderat erfüllen, sind rückhaltlos aufs wärmste zur Lektüre zu empfehlen: mit grosser Unparteilichkeit und Ruhe haben die Verfasser derselben es verstanden, den schwierigen Stoff in grosser Vollständigkeit klar und übersichtlich zu gestalten. Korschelt-Heider behandeln in Strenge die eigentliche Entwicklungsphysiologie; die Behandlung des Regulatorischen soll hier später folgen. Morgan dagegen stellt eben dieses in den Vordergrund und behandelt die eigentlich entwicklungsphysiologischen Versuche in seinem Rahmen.

Morgans Terminologie vermag ich nicht zu acceptieren; hier einige der korrespondierenden Bezeichnungen bei ihm und bei mir (5):

Morgan	Driesch
A. Regeneration	Restitution
B. Epimorphosis	Regeneration
C. Morphollaxis	Restitution durch Wachsen, Wandern, Umdifferenzierung etc.; bei mir mehrfach gegliedert.

A umfasst bei uns beiden, als höchster Begriff, B und C.

Die entwicklungsphysiologischen Abschnitte in F. Reinkes allgemeiner Anatomie zeichnen sich, abgesehen von ihrem kompilatorischen Charakter, durch grosse Einseitigkeit und Unvollständigkeit des Gebotenen aus, und zwar nicht nur in Hinsicht auf das Theoretische und Hypothetische, sondern sogar bezüglich der fundamentalen Thatsachen, sodass der Leser, der nicht anderweitig orientiert ist, aus Reinkes Buch notwendig eine völlig schiefe Vorstellung vom Stande der Entwicklungsphysiologie gewinnen muss.

Wilsons „Cell“ (3) ist in neuer Auflage erschienen, die Abschnitte über Entwicklungsphysiologie sind etwas erweitert worden; dieses klare, gründliche Werk bedarf keiner Empfehlung mehr.

Neben den eigentlichen Lehrbüchern sei nun auch der zusammenfassenden Arbeit „Formative Reize in der tierischen Ontogenese“ von Herbst (5), auf die wir uns später mehrfach zu beziehen haben werden, schon an dieser Stelle gedacht. Alles, was von dem Wirken äusserer

und innerer formativen Reize bei frei beweglichen Tieren bekannt ist, findet sich hier, kritisch gesichtet, beisammen; eine Fülle älterer Litteratur ist zur Gewinnung kausaler Einsicht ausgebeutet worden; für jeden, der selbständig tiefer in die Probleme der Entwicklungsphysiologie eindringen will, ist die Schrift von Herbst unentbehrlich.

In diesem Zusammenhange darf ich wohl den Leser auch auf meine (5) „Organischen Regulationen“ hinweisen, welche, unter wesentlicher, vielleicht zu starker, Betonung des Morphologischen alle bekannten Regulationsarten kritisch darstellen und theoretisch ausbeuten.

Auf botanischer Seite bietet die erste Hälfte des 2. Bandes von Pfeffers (2) Pflanzenphysiologie eine Entwicklungsphysiologie der Pflanzen, freilich unter gar zu weitem Zurücktreten morphologischer Gesichtspunkte; sie und die älteren theoretischen Schriften von Herbst (I. 5) wie auch von Goebel (I.) ergänzen sich vortrefflich.

J. Reinkes „Einleitung in die theoretische Biologie“ (2) bietet das Thatsächliche nur in sehr allgemeinen Zügen. — Das Werk von Kassowitz liefert im ersten Teil eine kritische Physiologie der Ernährung, im zweiten einen Abriss der Formphysiologie, der aber über eine Polemik mit Weismann u. a. wenig hinausgeht und somit eigentlich Positives oder Analytisches kaum erzielt. — In Weismanns „Vorlesungen“ (2) sind die neueren analytischen Bestrebungen nicht sehr eingehend berücksichtigt worden.

II. Das erste Problem der Entwicklungsphysiologie. Die prospektive Potenz der Blastomeren.

Die historische Darstellung, welche diesen Hauptabschnitt in meiner früheren Darstellung einleitete, kommt jetzt naturgemäss in Wegfall.

In rein sachlicher Weise haben wir also das in dieser Grundfrage neu Ermittelte darzustellen; es wird sich zeigen, dass, trotz einer erheblichen Anzahl wichtiger Ermittlungen im einzelnen, eigentlich neue Fragestellungen hier nicht zu Tage getreten sind.

Die alte Frage nach den Beziehungen der ersten Furchen des Amphibieneies zu den Symmetrieebenen des Embryos hat wiederum eine Reihe von Untersuchern gefunden.

Es kann nach allem nunmehr wohl als gesichert gelten (Roux [2]), dass, sowohl bei Rana wie bei Triton, die erste Furche bei durchaus ungestörter Entwicklung mit der Medianebene ungefähr zusammenfällt oder auf ihr senkrecht steht (Kopsch [2], Spemann [2]),

bei *Rana* ist das erste, bei *Triton* das zweite häufiger; aber eine feste, notwendige Beziehung liegt darin, wie Eier in „Zwangslage“ zeigen, nicht vor (O. Schultze [3], Moszkowski [1]), und schon im völlig „Normalen“ gilt der Satz wegen stets vorkommender geringfügiger Zellverschiebungen (Kopsch) nicht streng. — Hinsichtlich der zweiten (bzw. bei „Anachronismen“ ersten) Furche wird von Kopsch für *Rana* angegeben, dass sich wegen der späteren Materialverschiebungen im Keim für sie keine Beziehungen zu den definitiven Embryonalachsen angeben liessen, da sich eben von solchen Achsen erst nach erfolgter Gastrulation überhaupt reden lasse; auch entspreche die Furchungsachse nicht der späteren Dorsoventralen.

Angesichts der Experimentalresultate kommt, so dünkt uns, allen diesen Fragen jetzt nur noch eine vorwiegend deskriptive Bedeutung zu.

Über die Ausprägung der Bilateralität des Eies von *Rana* sowie über den Anteil der Schwerkraft an der Ausprägung seines Baues ist auch wohl in gewissem Sinne Definitives erreicht. Die wenig klare Auffassung O. Schultzes (4, 5), dass die Schwerkraft in irgend einer geheimnisvollen Weise zur normalen Entwicklung nötig sei, und nicht vielmehr nur in der An- resp. Umordnung differenter Massen von verschiedenem spezifischen Gewichte sich event. bethätige, ist schon seit langem von Roux (vgl. I. 18) und neuerdings wieder von Herbst (5), Moszkowski (1) und Kathariner erschöpfend zurückgewiesen worden; über diesen Punkt scheint endlich eine gewisse Einigkeit erzielt zu sein: von einem „Suchen“ der Schwerkraftsrichtung zu reden, hat keinen Sinn, es handelt sich um ein einfaches Ihrfolgenmüssen. Wenn Eier, die einem wechselnden Einfluss der Gravitationsrichtung ausgesetzt sind, sich abnorm entwickeln, so ist daran die Schwerkraft durchaus nur mittelbar beteiligt, da sich dann eben, falls der jedesmaligen Gravitationsrichtung genügend Zeit zur Beeinflussung des Eiinhaltes gelassen wird, nie eine völlig normale Anordnung der Eisubstanzen herstellen kann.

Ein einfacher von Kathariner (1) ausgeführter Versuch zeigte in besonders klarer Weise, dass es sich um irgend einen unbestimmbaren Einfluss der „Gravitation“ als solcher hier ganz und gar nicht handeln kann; er liess Froscheier sich in einem Gefässe entwickeln, dessen Wasser beständig in mässiger Bewegung erhalten ward; die so ohne Unterlass herumkugelnden Eier waren in jenem Moment anders zur Schwerkraft orientiert, ohne dass es doch wegen der Zähigkeit des Materials und wegen der so sehr kurzen Dauer der jedesmaligen Lage zu störenden Umordnungen des Inhalts hätte kommen können: die Entwicklung verlief durchaus normal. Von einem Ersatz

der Schwerkraft durch Centrifugalkwirkungen konnte hier natürlich auch durchaus keine Rede sein.

Kann es also wohl als sicher gelten, dass während der Entwicklung des Froscheies die Schwerkraft nicht unmittelbar, sondern höchstens mittelbar ihren Einfluss bethätige, so weichen dagegen über ihre Rolle vor dem eigentlichen Entwicklungsbeginn die Ansichten noch auseinander; hier steht vor allem Moszkowski gegen Roux und Kathariner, während alle drei vereint gegen O. Schultze stehen. Ich erwähne das besonders, da diese Harmonie in einem Punkte in der Polemik über den anderen nicht genügend hervortritt.

Dass dem Froschei künstlich eine Bilateralität aufzuzwingen ist, hatten schon früher Born (I. 2, 3) und O. Hertwig (I. 6) gezeigt; eine event. schon vorhandene „normale“ Bilateralität, für deren Bestimmung nach Roux (I. 11) die Vereinigungsrichtung von Ei und Samenkern massgebend sein soll, kann durch die künstlich gesetzte überwunden werden.

Jene Auffassung von Roux über Schaffung der „normalen“ Bilateralität haben nun neuerdings O. Schultze (4) und Moszkowski (1) angezweifelt.

Letzterer Forscher meint den Grund für die normale Ausprägung der Bilateralität in folgendem erblicken zu können: im Ovar und Uterus sind die Eier in allen möglichen Richtungen zur Schwerkraft orientiert und ordnen sich doch nicht ihrer Richtung entsprechend, da die Reibungswiderstände zu gross sind. Nach der Eiablage aber sind diese erheblich vermindert, und nun sinkt der weisse Dotter ab: die Symmetrieebene dieses in seiner Richtung durchaus zufälligen Absinkens bestimmt die Bilateralität, jenes Absinken macht aus dem polaren Ei ein bilaterales.

Es sind nun aber, bald nach der Publikation von Moszkowskis Arbeit, Kathariner (2), Morgan (22) und Roux seinen Ansichten entgegengetreten, und durch einen neuen Versuch der beiden ersten, durch Erinnerung an einen alten Versuch („Überschlagsversuch“) des dritten dieser Forscher ist ihnen vielleicht an Boden entzogen worden; es sei hier nur der neue von Kathariner und Morgan unabhängig angestellte Versuch geschildert: Derselbe besteht einfach in einer Wiederholung des oben erwähnten Wasserwirbelversuches Kathariners, nur dass die Eier ihm ausgesetzt werden wenige Minuten nach Zusatz des Samens (Kathariner), zu einer Zeit also, wo das „Absinken“ des Dotters noch gar nicht insceniert sein kann, oder dass sogar die Befruchtung schon im wirbelnden Wasser vorgenommen wird (Morgan). So

behandelte Eier erhalten trotzdem richtige Bilateralität und entwickeln sich normal: die Gravitation kann also die Bilateralität nicht geschaffen haben.

Wo nun letztere herrührt, ob Roux hier recht behält, oder ob schon vor der Befruchtung die Bilateralität bestimmt ist, darüber scheint ein letzter Entscheid uns noch nicht als möglich¹⁾. Sowohl bei Moskowskis wie auch bei Roux' Auffassung wäre natürlich die jeweilige Richtung der Bilateralebene eine zufällige.

So können wir denn wohl zusammenfassend über das Froschei sagen: die Gravitation kann aktuelle Bilateralität schaffen und kann die Entwicklung stören; sie ist aber gleichwohl weder für Schaffung der Bilateralität noch für normalen Verlauf der Entwicklung notwendig²⁾.

(Anhangsweise sei hier in Kürze der Ermittlungen K. Zieglers über die „Postgeneration“ beim Amphibienkeim gedacht, obwohl dieselbe als „sekundäre Regulation“ uns eigentlich nichts angeht: fast alle die von Roux (I. 12) geschilderten Phänomene (Kernaustritt, Cellulation, Wiederbelebung etc. etc.) konnte Ziegler nicht auffinden; nach ihm ist die „Postgeneration“ im wesentlichen nichts anderes als eine gehemmte, verlangsamte Entwicklung der einen nicht ganz abgetöteten Eihälfte, wie das schon stets von mir und anderen vermutet worden war; als einziger echter Restitutionsvorgang kann, bei wirklicher Abtötung einer Blastomere, eine Umwachsung derselben durch das Epithel der überlebenden eintreten, ein Prozess, den ich der völligen Umwachsung des halben Chenophorenkeimes vergleichen möchte; von Ziegler werden zwar für seltene Fälle auch Restitutionsvorgänge an den anderen Keimblättern behauptet, wie mir scheint, aber ohne sehr sichere Basis; diese Prozesse würden übrigens den Typus echter einfachen Regeneration aufzeigen und den von Roux geäußerten Ansichten keinen Vorschub leisten.) —

1) Das vieldeutige Wort „Selbstdifferenzierung“, das Kathariner anzuwenden beliebt, wäre natürlich in einer seiner Bedeutungen nur dann am Platze, wenn die Bilateralität durchaus „angeboren“, also auch nicht nach der Roux'schen Auffassungsart bestimmt wäre.

2) In einer neuen Arbeit: „Zur Analysis der Schwerkraftswirkung auf die Entwicklung des Frosches“ (Arch. mikr. Anat. 24. 1902 p. 348), deren Korrektur ich durch Freundlichkeit des Verfassers einsehen konnte, bezweifelt Moskowsky die Stichhaltigkeit der Versuche von Kathariner und auch von Morgan; es sei nicht erwiesen, dass die Bewegung des Wassers zur Befruchtungszeit unregelmässig genug gewesen sei, um jede Schwerkraftswirkung, die übrigens rein physikalisch gedacht wird, auszuschliessen. — Roux' Befund der Bestimmung der Bilateralität durch die Befruchtungsrichtung soll sich nach Moskowsky in eine Gravitationswirkung auflösen lassen; der seitlich erfolgte Zusatz des Samens habe eben den Schwerpunkt des Eies verlagert.

Die Gesamtheit der, grösstenteils von mir selbst, in früheren Jahren ausgeführten Experimentaluntersuchungen am Echinidenkeim habe ich (3) einer eingehenden Revision und Erweiterung unterzogen, da die an späterer Stelle dieses Aufsatzes ihrer selbst willen zur Erörterung gelangende Entdeckung von Herbst (3), dass kalkfreies Seewasser die Blastomeren zur Trennung bringt, eine vorzügliche Handhabe dazu abgab.

Wie früher gezeigt, können die $\frac{1}{2}$ und $\frac{1}{4}$ Blastomeren des Echinidenkeimes sich bis zum Pluteus entwickeln; die $\frac{1}{8}$, $\frac{1}{16}$ und, wie ich in erst kürzlich veröffentlichten Untersuchungen (12) feststellte, auch die $\frac{1}{32}$ Blastomeren vermögen unter Umständen noch fertige Gastrulae mit Mesenchym und Darmgliederung zu gestalten. Je kleiner der Keimwert der Objekte, um so langsamer verläuft die Entwicklung.

Vom $\frac{1}{8}$ Keim abwärts zeigten aber meine Objekte eine seltsame Differenz des Verhaltens, je nachdem sie der mikromerenliefernden (früher „animal“ genannten) oder der mikromerenfreien Keimeshälfte angehörten.

Isolierte Zellen aus der mikromerenliefernden Hälfte zeigten eine grosse Klebrigkeit des Plasmas und wohl damit in Zusammenhang eine erhebliche Sterblichkeit; falls sie aber überlebten, gastrulierten sie stets; Zellen aus der anderen Hälfte waren weit widerstandsfähiger und überlebten fast stets, aber sie gastrulierten nur in etwa 20—25 % der Fälle, auch waren die von ihnen gelieferten Keime heller und entwickelten sich langsamer als die aus Zellen der Mikromerenhälfte gezogenen.

Ich schloss aus diesen Fakten zweierlei:

Einmal dass, im Gegensatz zur früheren Ansicht, der Mikromerenpol des Echinideneies als vegetativer zu bezeichnen sei, zum anderen, was wichtiger war, dass eine gewisse Baudifferenz des Plasmas des Echinideneies in Richtung seiner Achse bestehe, möge sie wahrhaft durch stoffliche Differenzen bedingt sein, oder möge sie, was ich für wahrscheinlicher hielt, nur in einer gewissen animalwärts stetig zunehmenden Starrheit des Protoplasmas bestehen, welche Starrheit von einer gewissen Intensität an die Regulation der isolierten Blastomere zum neuen Ganzen nur noch unter besonderen unbekannten Umständen und daher selten gestatte.

Hatte ich so unsere Kenntnis über die Entwicklung isolierter Echinidenblastomeren nach unten hin erweitert, so erweiterte ich (2) sie sozusagen nach oben hin durch die Ermittlung, dass unter gewissen, noch wenig analysierten Bedingungen Keime von Sphaerechinus auf dem Blastulastadium zur Verschmelzung gebracht werden können, und dass sich solche „Grosskeime“ zwar meist als partielle Doppelbil-

dungen entwickeln, dass sie mir aber in 30% der Fälle grosse Einheitsbildungen lieferten, die sich nur durch ihre Grösse von normalen unterschieden. Die Differenz im Verhalten meiner Grosskeime glaubte ich auf Rechnung des verschiedenen Zeitpunktes ihrer Verschmelzung setzen zu können, indem diese, um Einheitsentwicklung zu erzielen, wahrscheinlich vor erster Anlage des Mesenchyms erfolgen müsse, da nur dann rechtzeitige Regulation des Eibaues zum neuen Grossganzen möglich sei.

Alle Ermittlungen über Zahlenverhältnisse der Zellen in den Organen meiner Klein- und Grosslarven, sowie Betrachtungen über ihre Durchmesser, Flächen und Volumina kommen erst in einem späteren Kapitel dieses Aufsatzes zur Erörterung. —

Es sind nun unabhängig von meinen Untersuchungen von Boveri (2, 3) eine Reihe von Beobachtungen und Versuchen angestellt worden, welche die Gesamtheit meiner Arbeiten, sowohl die soeben referierten Angaben wie auch andere frühere, aufs schönste ergänzen, welche teilweise mit ihnen harmonieren, teilweise sie in bestimmter Weise zu berichtigen und vervollständigen gestatten, sodass durch die Kombination unserer beiderseitigen Resultate eine bis zu einem gewissen Grade endgültige Einsicht in die Fundamentalfragen der Entwicklungsphysiologie der ersten Stadien des Echinideneies erzielt worden ist.

Es fand Boveri, dass das Ei von *Strongylocentrotus* eine, ohne Rücksicht auf die Lage seines Kernes ausgeprägte, Eigenart seines Baues besitzt, indem es nämlich aus einer ungefärbten Hälfte, einem sich an sie äquatorial anschliessenden, oberflächlich orangegefärbten Ringe und einem hellen Polfelde besteht. Auf die von mir (12) beanstandete Auffassung Boveris, dass das Polfeld das Mesenchym, der Ring den Darm, die helle Hälfte das Ektoderm im Normalen liefere, wollen wir hier, wie überhaupt auf seine Auffassung der Gastrulation des Echinidenkeimes nicht eingehen: sicher ist, dass das helle Polfeld den Mikromerenpol, und dass dieser den späteren Ort von Mesenchym und Darmbildung bezeichnet. Ich war also im Rechte gewesen mit meiner Vermutung, dass die Bezeichnung der Pole des Seeigelkeimes umzukehren sei.

Durch meine früheren Versuche war nun bekannt, dass die so aufgefundene normale Beziehung der Organbildung zu bestimmten Regionen des Eies keine fixe, unabänderliche sei: hatte ich doch aus allen möglichen Bruchstücken des Eies Ganzlarven erhalten, und unterschieden sich doch beispielsweise meine $\frac{1}{4}$ - und meine vegetativen $\frac{1}{8}$ -Larven, obwohl die Ursprungsblastomeren beider den gleichen Anteil, nämlich $\frac{1}{4}$, an Boveris beiden vegetativen Keimschichten mit-

brachten, typisch durch die Zahl der Mesenchym- und Darmzellen voneinander. Boveri würdigt diese Befunde durchaus. Andererseits schien ihm seine Entdeckung eines deutlichen Baues des Seeigeleies doch wichtig genug, um sich die Frage vorzulegen, bis zu welchem Grade wohl von einer Determinierung des Schicksales von Keimesteilen durch eben diesen Bau die Rede sein könnte:

Zerschüttlungsversuche ungeführter Eier zeigten ihm, dass sich Bruchstücke nie über die Blastula hinaus entwickelten, wenn sie nicht wenigstens etwas von der gefärbten Eimasse enthielten; andererseits fand er, dass solche Eibruchstücke, welche alle drei Bauteile in richtiger Proportionalität besaßen, sich typisch halb oder verkleinert ganz furchten.

Auf diesen Umstand kommen wir noch zurück.

Durch jene Ermittlung aber, dass durchaus „wahrhaft animale“ Eibruchstücke nur die Blastula zu liefern vermögen, werden wohl die von mir aufgedeckten Differenzen im Verhalten animaler und vegetativer $\frac{1}{8}$ -Blastomeren u. s. w. verständlich: wir dürfen wohl annehmen, dass solche Blastomeren sich nur dann über die Blastula hinaus entwickeln können, wenn sie etwas von jener mittleren (bei Echinus zwar durchaus nicht unterscheidbaren) Keimeszone erhalten, und dass solches eben bei animalen Blastomeren nur selten zutreffe, nämlich nur dann, wenn jene Zone an einer Seite nicht streng durch die dritte Furche begrenzt wird, was in der That nach Boveri nicht immer der Fall sein soll. Ob freilich daneben nicht auch wieder meine ursprüngliche Ansicht, dass Differenzen der Bauregulation an den Differenzen des Verhaltens schuld seien, noch eine wenigstens teilweise Geltung beanspruche, mag immerhin eine offene Frage bleiben: eine gewisse Art der Regulation nämlich brauchen wir ja, wie weiterhin noch zu erörtern sein wird, doch einmal für jede verkleinerte Gänzentwicklung.

Damit wäre dem Zonenbau des Seeigeleies, wenn schon kein fix und unabänderlich determinierender, so doch ein wichtiger Anteil an den Entwicklungsgeschehnissen zugesprochen: die Substanz der einen Zone würde sich jedenfalls als wichtiges „Mittel“ der Organbildung darstellen.

Ja vielleicht noch als mehr: Boveri neigt dazu dem vegetativen Teil des von ihm aufgefundenen Eibaues geradezu eine, wenn schon nicht determinierende, so doch lokalisierende Rolle bei den ersten Organbildungen zuzuschreiben. Wenn auch diese wegen der zahlreichen Experimentalresultate nicht absolut fix sei, so sei sie doch insofern vorhanden, als jeweils das „Vegetativste“ am Bau des Keimes den ersten

Organbildungsort bestimme. Auch sollen nach Boveri aus einer Trennung des vegetativsten Abschnittes dieses Baues in zwei Teile sich zwei Orte der ersten Organbildungen, also partielle Doppelbildungen ergeben.

In der That hat er aus Eiern, die senkrecht zur Achse lang gestreckt waren Larven, mit zwei Därmen aufgezogen. (Vgl. hierzu Driesch I. 26.)

Die Gesamtheit seiner Erfahrungen wendet nun Boveri auf den von mir festgestellten Thatsachen- und Ansichtenkomplex an: er beanstandet erstens die Stichhaltigkeit meiner Verlagerungs-Versuche, zweitens meine Annahmen über eine allgemeine Richtungsorganisation des Keimes und deren Regulierbarkeit.

Die Verlagerungsversuche hält er namentlich wegen ihrer wahrscheinlichen Unvollständigkeit für reformbedürftig: es sei zu erwarten, dass bei völliger Trennung der vegetativen Pole Doppelbildungen resultieren.

Ich habe nun in einer jüngst publizierten Arbeit (12) selbst meine Verlagerungsversuche nachgeprüft. Es ergab sich:

1. dass in vielen Fällen selbst bei starker Verlagerung des Mikromeren Einheitsbildungen resultieren, indem entweder die Mikromeren durch nachträgliche Zellverschiebungen, die denen beim Schlusse der $\frac{1}{2}$ -Blastula ähnlich sind, wieder zusammen gelangen, oder indem eine Gruppe von Mikromeren ausgeschaltet wird und sich später in Form von Körnchen im Blastocöl findet. Beides kam, von mir unbemerkt, offenbar in vielen meiner früheren Versuchsfälle (I. 25) vor.
 2. dass, falls die Verlagerung der Mikromeren definitiv bleibt, stets partielle Doppelbildungen, oft unter Präponderanz eines Individuums, resultieren. Dieses Phänomen habe ich in der früher auf diesen Punkte besonders gerichteten Untersuchung nicht beobachtet; es sind aber ihm gleichwertig gewisse Fälle partieller Doppelbildungen, die ich nach Zerrung von Keimen mittelst Behandlung durch verdünntes Seewasser beobachtet habe (I. 26). Grosse Analogie bieten diese Fälle zu den aus verschmolzenen Keimen (Driesch 2) resultierenden Partialdoppelbildungen.
 3. dass die durchgreifendsten Verlagerungen der Zellen des animalen Poles bestehen und bestehen bleiben können, ohne die Einheitsentwicklung irgendwie zu hindern.
- Nach allem diesen können wir also wohl sagen:

Der nur bei *Strongylocentrotus* deutlich sichtbare, aber wohl stets vorhandene Zonenbau des Seeigeleies ist physiologisch gekennzeichnet durch eine Organbildung lokalisierende Wirkung seines vegetativen Teiles; diese Wirkung ist aber nicht an bestimmte Teile von ihm fest geknüpft, sie geht vielmehr von dem jedesmal „vegetativsten“ aus, falls nicht gar „zu animale“ Teile in Frage kommen; es kann zu einer Konkurrenz und einer Selbständigkeit verschiedener Vegetativpole in diesem Sinne kommen.

Wenn nun aber Boveri meint, durch seine Ermittlungen, deren Wesentlichstes wir soeben in unserem, und vielleicht auch in seinem Sinne zusammengefasst haben, meine Vermutungen über eine Intimstruktur des Seeigelkeimes und deren bei Entwicklung von Keimbruchstücken notwendige Regulierbarkeit überflüssig gemacht zu haben, so kann ich dem nicht beistimmen.

Das Vorstehende zeigt nur, dass es nicht immer zu einer Totalregulation kommt, nämlich dann nicht, wenn mehrere Centren oder Achsen da sind, deren jedes oder jede regulationsbestimmend wirken könnte. Dieser Umstand mag auch bei meinen Grosskeimen, welche sich nicht einheitlich entwickelten, der Fall sein, und ich halte es für sehr wahrscheinlich, dass Boveri das Richtige getroffen hat, wenn er meint, nur solche meiner Grosskeime hätten sich einheitlich entwickelt, bei denen gerade die Verschmelzung unter Wahrung der Gleichmässigkeit der Achsen stattgefunden habe, ein Zugeständnis, mit dem ich freilich, wie sich gleich zeigen wird, nicht sagen will, dass meine grossen Einheitskeime nicht doch eine gewisse Art der Bauregulierung zur notwendigen Voraussetzung ihrer Ganzheit hätten.

Eben in seiner Nichtfixiertheit zeigt sich, dass auch Boveris Eibau im wesentlichen nur nach Art einer Polarität wirkt, wie ich sie früher (z. B. I. 19) postulierte. Aber genügt eine gegebene blosser Polarität zum Verständnis der Lokalisation alles folgenden, seinen Hauptrichtungen nach? Ich denke nicht. Selbst wenn wir von der Bilateralität absehen und radiäre Tiere ins Auge fassen, so meine ich doch, es müsse ein unbekanntes, intimes, strukturelles Etwas um die Achse herum ein Ganzes sein, damit ein Ganzes auf seiner Basis geschehen kann.

Warum furchen sich denn Eibruchstücke, die alle drei Eischichten besitzen, bald halb, bald aber ganz? Sagt man wie Boveri, weil nur das eine Mal die gleiche Schichtung ringsum ginge, so giebt man doch die Regulation von etwas „ringsum“ Gehenden zu. Warum entwickelt sich ferner die doch alle „Schichten“ in Richtung der Achse

besitzende Froscheiblastomere meist halb, warum thut solches die Ctenophorenblastomere, bei der rein äusserlich betrachtet sogar das grüne Ektoplasma „ringsum“ geht?

Für die intimen Richtungsverhältnisse um die Achse herum brauchen wir eben auf alle Fälle Regulationen, wenn aus einem $\frac{1}{8}$ -, $\frac{3}{4}$ -, $\frac{1}{4}$ -, $\frac{1}{8}$ -, etc.- Ausgang ein ganzer Keim werden soll: die intime Ganzheit, deren Natur wir leider nicht kennen, muss erst wieder da sein; umgekehrt muss bei den einheitlichen Grosskeimen jeder ganze Partner erst im intimen eine Hälfte werden, damit ein Ganzes herauskomme; blosses Gleichgerichtetsein der Achsen bei der Verschmelzung allein nützt uns nichts. Ja bei den Ganzkeimen, die aus Bruchstücken in Richtung der Achse resultieren, wird sogar auch eine in eben dieser Richtung geschehende Regulation (anderer Art) anzunehmen sein: besitzen doch, wie schon erwähnt, $\frac{1}{4}$ - und vegetative $\frac{1}{8}$ -Larven die gleichen Bruchteile der Substanzen des vegetativen Keimteils und doch ganz differente, ihrem „Keimwert“ (vgl. Kap. VII, B. 1.) entsprechende, Mesenchym- und Darmverhältnisse.

Kurz: ich denke, meine früheren Vermutungen über eine unbekannte Richtungsstruktur des Keimes bleiben nach wie vor bestehen und sind durch Boveris wichtige Angaben nur spezifiziert und in einem Punkte, nämlich durch den Nachweis der besonderen Bedeutung der „Vegetativpoligkeit“ bei der Konkurrenz der Achsen, berichtigt worden.

Bevor wir uns anderen Fragen zuwenden, sei zum Schluss noch einmal ganz besonders betont, dass trotz des Nachweises der Möglichkeit einer „Cell-lineage“ für den Echinidenkeim, mein Satz „Furchungsmosaik ist kein Mosaik der Potenzen“ durchaus bestehen bleibt: selbst wenn partielle Doppelbildungen erzielt sind, ist der Fall denkbar, dass beide Därme nicht von zwei absolut vegetativen, sondern dass sie nur von zwei gleichermassen „vegetativsten“ Keimpunkten induziert wurden.

Im Übrigen muss in diesen verwickelten Fragen der Leser auf das Studium der Originalarbeiten (also Driesch voriges Referat sowie 2, 3, 12, Boveri 2, 3) verwiesen sein. —

Wir wenden uns wieder Befunden an Amphibieneiern zu, die wir deshalb nicht oben im Zusammenhange mit anderen Ergebnissen an diesem Objekte vorführten, da sie gerade durch die Ermittlungen am Seeigelkeim einiges Licht erhalten:

Spemann (2) hat in sehr sorgfältiger Weise eine grosse Anzahl von Einschnürungsversuchen am zweizelligen Stadium und an der Blastula des Tritoneies durchgeführt und dabei die wichtige Beobachtung gemacht, dass bei der einen Gruppe seiner Objekte beide der ersten Blastomeren oder beide Blastulahälften einen kleinen vollständigen Embryo lieferten, dass aber bei der anderen solches nur von einem Partner aus geschah, während der andere nach vollendeter Gastrulation stehen blieb. Schon in den Arbeiten von Endres und Herlitzka (I. 1 u. 2) finde sich, bemerkte Spemann, häufig die Bemerkung ausgesprochen, dass sich nur eine der beiden getrennten Blastomeren vollständig entwickelt habe, ohne dass jedoch diesem Phänomen eine besondere Beachtung geschenkt werde.

Kann der Grund des geschilderten Befundes ein zufälliger sein? Ist es möglich, dass eben häufig einmal einer der beiden Partner durch die Operation geschädigt wird und sich daher nur unvollkommen entwickelt? Spemann glaubt das nicht: das ganze Verhalten und Aussehen der sich unvollkommen entwickelnden Objekte spreche gegen diese Annahme. Er neigt vielmehr dazu, das differente Verhalten seiner Versuchsobjekte auf die verschiedene Bedeutung der ersten Furche zurückzuführen (s. o. pag. 803): fällt die erste Furche mit der späteren Medianebene zusammen, so liefert Zerschnürung zwei vollständige Embryonen; bedeutet sie eine quere Ebene, so entwickelt sich nur ein Partner vollständig.

Woran liegt nun dieses letztere Faktum? Was bedeutet in diesem Falle die erste Furche?

Spemann denkt seine Befunde ebenso deuten zu können, wie ich mein Ergebnis über die Entwicklung der Achterzellen der Echiniden gedeutet habe: Die senkrecht zur Mediane einschneidende Furche teilt das Tritonei in zwei nicht völlig gleiche Teile, dem einen Teil fehlen gewisse zu bestimmten Bildungen Medullarrohr, Chorda u. s. w.) notwendige Faktoren; eben daher entwickelt sich bei Einschnürungsversuchen die eine Blastomere, beziehungsweise die eine Blastulahälfte dann unvollkommen, wenn die Richtung der Ligatur mit eben dieser senkrecht zur Mediane gelegenen Richtung zusammenfiel.

Über die Natur der hierdurch im Ei vermutungsweise nachgewiesenen formbildenden Bedingungen vermag unser Autor naturgemäss nichts anzugeben; sahen wir doch, dass uns selbst Boveris recht sichtbare Befunde sogar für sein Objekt, den Seeigelkeim, auch nur sehr Weniges und Unbestimmtes auszusagen gestatteten. Wichtig wird es sein, im

Auge zu behalten, dass die sich unvollkommen entwickelnden Tritonkeimhälften immerhin die Gastrulation vollenden.

Die Zahl der eigentlich systematisch durchgeführten Versuchs- und Beobachtungsreihen zur Entwicklungsphysiologie der Blastomeren ist hierdurch abgeschlossen: wir erkannten wieder, wie früher, dass der abgefurchte Keim bald ein äquipotentielles System ist, bald nicht; wir gewannen auch einen gewissen Einblick in die näheren Umstände, welche seiner Äquipotentialität Eintrag thun können.

Es ist nun noch einer Reihe mehr vereinzelter Angaben zu gedenken, welche auf einzelne der im Vorstehenden behandelten Sonderprobleme Licht zu werfen geeignet sind.

Tonkoffs Arbeit, in der mit der Methode von O. Schultze (I, 2) (Kompression und Umdrehung) erhaltene Doppelbildungen von Triton beschrieben werden, bietet nichts wesentlich Neues. Herlitzkas neue Arbeit wird erst an späterer Stelle des Ganzen zur Erörterung kommen.

Lillie (4), welcher früher eine genaue Cell-lineage für Unio geliefert hat, stellt auf Grund deskriptiver Beobachtungen einige Betrachtungen über die Eigenschaften an, die man dem Bau des Eies von Unio zuschreiben könne und müsse¹⁾: es müsse polar gebaut sein, weil die Richtungskörper stets der Mikropyle gegenüber auftreten; es müsse bilateral sein, weil die Vereinigung der Vorkerne senkrecht zur ersten Furche erfolge und aus anderen Gründen, es müsse antero-posterior sein wegen der seltsamen Lageänderung der ersten das Ei ungleich teilenden Spindel. Diesen so als notwendig erschlossenen Bau, der mit der Dotterverteilung im Ei nichts zu thun hat, denkt sich Lillie durchaus nach Art meiner häufigen Angaben über eine Intimstruktur des Eies, die ich soeben noch Boveri gegenüber aufrecht hielt; er soll nicht die Bedeutung von „Keimbezirken“ haben. Wie Lillie dann freilich ohne meine sich aus dem Lokalisationsproblem ergebenden autonomen Entwicklungsfaktoren, die er abweist, auskommen will, weiss ich nicht.

Jedenfalls sei die Übereinstimmung hervorgehoben, in der sich Lillie zu den Ansichten von mir und Boveri befindet, wenn er trotz

¹⁾ In gewisser Beziehung gehört hierher wohl auch eine, freilich auf breitere, allgemein-cytologische Basis gestellte, Arbeit zur Strassens: aus der axial-distalen Lage der Centrosomen in Blastomeren und Epithelzellen schliesst dieser Autor auf eine primäre Polarität dieser Elemente.

der Möglichkeit einer Cell-lineage nicht auf ein Mosaik der Potenzen schliesst.

Auch nach ihm hat „Cell-lineage“ eine nur descriptive, keine eigentlich fest kausale Bedeutung; dass sie nur solche meiner Meinung nach selbst bei im Sinne von „Selstdifferenzierung“ ausgefallenen Isolierungsversuchen, wenigstens in vielen Fällen, haben kann, habe ich oft betont: die Versuchsausfälle lehren dann eben, wie z. B. beim Ctenophorenei, nur die Nichtregulationsfähigkeit des Plasmas. Dass dagegen im Falle wirklichen „Stoffbaues“ die Bedeutung der Cell-lineage eine grössere wird, habe ich auch schon oft früher betont, eine absolut feste braucht sie aber, wie die Befunde bei Echiniden lehrten, selbst dann nicht zu werden.

Die engeren Probleme der Cell-lineage (Boveri [1], Mead [1], Child [1]) und die neuerdings so beliebte „vergleichende Anatomie der Blastomeren“ gehen unser Thema im einzelnen nichts an; immerhin möchten wir es an einer Warnung vor der letztgenannten Forschungsart, deren Methoden im Grunde doch dieselben sind, wie die der herkömmlichen vergleichenden Anatomie, nicht fehlen lassen. Besonders sei hervorgehoben, dass Eisigs (I) sehr sorgfältige Beobachtungen über die Zellenfolge von Capitella eigentlich gar nicht zu dem aus anderen ebenfalls sehr sorgfältigen Studien gewonnenen Schema passen! Näheres namentlich bei Wilson (1) und Child (1).

Im Anschluss an diese die Cell-lineage-Probleme streifenden Betrachtungen wird wohl am besten einiger Versuche über Modifikationen der Furchungsbilder gedacht:

Loebs (6) Angaben, dass bei den sich künstlich parthenogenetisch entwickelnden Eiern des Anneliden Chaetopterus die Furchung durchgreifend modifiziert sei, die Entwicklung aber normal verlaufe, wären von höchster Bedeutung, wenn sie nicht gar zu aphoristisch gehalten wären; nach dem Vorliegenden gewinnt man von der Art und dem Grade der Abweichung keine Vorstellung.

An Echinidenkeimen hat Wilson (6) nach Behandlung mit Ather sehr abweichende Furchungsbilder mit nachfolgender normaler Entwicklung beobachtet; die Phänomene scheinen denen sehr ähnlich zu sein, die ich früher (I. 9 und 13) durch Behandlung mit erhöhter Temperatur oder mit verdünntem Seewasser erzielte, auch traten Zellverschmelzung, Kernteilung ohne Zellteilung (7) u. s. w. dabei auf. Wilsons Absicht bei Anstellung dieser Versuche war aber eine vorwiegend cytologische. —

Meiner neuen Verlagerungsversuche (12) am Echinidenkeim ist oben eingehend gedacht. Am Keim der Meduse Aegineta verlagerte

Maas die 12 ersten Blastomeren durchgreifend, ohne die Erzielung normaler Produkte zu stören; diese Versuche scheinen mir aber deshalb (wie ja auch meine früheren) nicht ganz eindeutig zu sein, da, wie er selbst angiebt, nachträgliche Zellnäherungen in grossem Masse stattfanden; obwohl also sicherlich ein gewisser Grad der Verlagerung definitiv blieb, ist es doch schwer anzugeben, inwieweit das der Fall gewesen ist.

Auch Isolierungsversuche hat Maas an den Blastomeren seines Objektes vorgenommen, namentlich hat er die vier animalen und die vier vegetativen Zellen voneinander getrennt. Die Äquatorialfurche schafft, bei Aegineta bisweilen acht gleiche, bisweilen aber vier grosse und vier kleine Produkte; nur im ersteren Falle entwickeln sich die animalen und die vegetativen Zellhaufen beide gleichermassen verkleinert ganz, im anderen Falle liefern die vier kleinen Zellen nur eine Platte, während die vier grossen in der Entwicklung etwas weiter, aber nur selten bis zu Ende gehen.

Maas sieht in diesen Fällen unvollkommener Entwicklung eine Folge des Mangels von Endo- resp. Ektoplasma und weist auf das Ctenophorenei hin.

Es scheint mir klar zu sein, dass in letzter Linie alle Differenzen der Entwicklung am Aegineta-Keim, nicht nur die bald vollkommene, bald unvollkommene Entwicklung, sondern bereits die Differenzen in der Furchung von Differenzen des ursprünglichen Eibaues abhängen: Aegineta hat gleichsam zwei Arten von Eiern, deren eine wohl allerdings mit dem Ctenophoren-Keim entfernte Ähnlichkeiten hat. Es dürfte am Platze sein, hier wieder daran zu erinnern, dass vielleicht auch bei Echiniden die bald vollkommene, bald unvollständige Entwicklung von animalen Zellen oder Zellhaufen in leichten Differenzen des Eibaues, nämlich in Differenzen der Lage des Boverischen Ringes zur Äquatorialfurche ihren Grund hat (s. o. pag. 809).

Loebs (68) wichtige, anlässlich seiner Untersuchungen über künstliche Parthenogenese gemachten Befunde über Entwicklung von Keimesbruchteilen und von verschmolzenen Keimen des Anneliden Chaetopterus sind leider ebenso aphoristisch gehalten, wie die Schilderung jener oben erwähnten Beobachtungen von ihm.

Bei Behandlung mit HCl hat er mehrere Embryonen aus einem Ei entstehen sehen; wie weit sie entwickelt waren, sagt er nicht. Über die fast noch wichtigere Frage der Entwicklung verschmolzener Keime sagt er auch nur, dass bisweilen mehrere Trochophoren verwachsen gewesen wären, dass er aber auch Riesenembryonen von der zwei- oder

dreifachen Masse der normalen Trochophoren gesehen habe. Wären diese Objekte wirklich einheitlich gewesen, so wäre das natürlich ein Ergebnis von höchster Bedeutung.

Neuerdings (8) spricht Loeb auch davon, dass bei *Asterias* Keimverschmelzungen häufig seien; aber wir erfahren darüber im einzelnen noch weniger als über die an *Chaetopterus* erzielten Resultate.

Dass alle diese Ermittlungen, zumal am Anneliden-Keim, wegen der „Cell-lineage“ desselben von grosser Bedeutung wären, betont Loeb selbst; hoffentlich veranlasst er einen Schüler zur eingehenden Behandlung derselben. Nach Lillies (5) und Treadwells neuesten Angaben, die an anderer Stelle (V. 2. c.) zur Erörterung gelangen sollen, erscheinen freilich alle morphologischen Befunde Loeb's an seinen parthenogenetischen Anneliden in wesentlich anderem Lichte.

Die Bruchteilentwicklungen, welche an Echinidenkeimen von Loeb (3, 5) beobachtet wurden, bieten nichts Neues. —

Durch 18stündige Behandlung mit 10%iger Zucker- oder mit 1%iger Salzlösung hat Battailon (2) bei *Petromyzon* die Entstehung von zwei gleich oder ungleich grossen, oder von drei Embryonen aus einem Ei beobachtet; bei sehr verspätet abgelegten Eiern kam Entsprechendes vor. Auch Eier von *Leuciscus* gaben nach der geschilderten Behandlung ganzen oder teilweisen Mehrfachbildungen den Ursprung. Näheres über den Grund der Phänomene ist nicht anzugeben; dass osmotische Vorgänge eine veranlassende Rolle dabei spielen, ist ja klar, besagt aber nicht gerade viel, wodurch natürlich der Wert dieser Versuche für die Frage nach den Keimespotenzen nicht getrübt wird: um die Achse herum scheint das *Petromyzonei* durchaus äquipotentiell zu sein, zumal die ungleich grossen Doppel- und die Dreifachbildungen beweisen das. —

Die sorgfältige systematische Aufzählung aller von Fischen bekannten Mehrfachbildungen, welche Schmitt lieferte, hat, wie alle derartige Arbeiten, ihren Hauptwert als Grundlage künftiger Experimentaluntersuchungen.

Man wird, denke ich, nicht fehlgehen, wenn man in diesen und ähnlichen Fällen annimmt, dass, durch irgend welche Umstände bedingt, die Entwicklung von einem bestimmten Punkt an doppelt verlaufen sei; dass etwas schon differenziert vorhandenes Einfaches sich „gespalten“ und dann regenerativ („postgenerativ“) ergänzt habe, erscheint mir recht unwahrscheinlich. Die Befunde an Echiniden, namentlich die neu mitgeteilten wie auch gewisse ältere (Driesch I. 26), bieten wohl den

Schlüssel zum Verständnis aller dieser Dinge, handelt es sich doch hier wie dort meist um partielle Verdoppelungen.

Kopsch (1) neigt zwar auf Grund einiger Versuche über künstlich erzielte teilweise Spaltung von Forellenembryonen in 1 Hälften und auf Grund der anatomischen Untersuchung fertiger Doppelbildungen dazu, eine wahre Spaltung mit nachfolgender Regeneration zur Erklärung letzterer anzunehmen, es scheint mir aber nicht, dass er eine echte „Nachbildung des Mesoderms der fehlenden Hälfte“ wirklich bewiesen hat, und eine von einem bestimmten Moment und Ort an einsetzende andere d. h. nicht absolut normale Verwendung von Material möchte ich nicht „Nachbildung“ nennen. Seine gespaltenen Keime hätten, denke ich, dort, wo sie schon fertig waren (also vorn), keine Doppelgestaltungen resultieren lassen. — Doch gehört die nähere Erörterung der Versuche von Kopsch eigentlich erst dem Kapitel an, dass von der Potenzverteilung in embryonalen Organen im allgemeinen zu handeln bestimmt ist, denn um Spaltungen von Furchungsstadien handelte es sich hier jedenfalls nicht; in welchem Stadium Spaltungen bei den Objekten von Schmitt eingetreten waren, muss zur Zeit im Ungewissen bleiben; eine Materialzerfällung auf sehr frühen Stadien scheint nach Morgans älteren Ergebnissen (I. 3) jedenfalls nicht ausgeschlossen. —

Die Arbeiten von Delage (1) über „Merogonie“ sind zwar vorwiegend mit cytologischen Gesichtspunkten angestellt worden, immerhin bleibt zumal die gelungene Aufzucht ganzer kleiner Veliger-Larven aus Bruchstücken des Dentalium-Eies und kleiner Ganz-Trochophoren aus denen des Eies von Lenice, eines Anneliden, ein neues für die Potenzenfrage wichtiges Ergebnis. Man vergleiche mit diesen Befunden die oben erwähnten aphoristischen Mitteilungen Loebs: es scheint in der That, als sei, wie ich stets bis zu einem gewissen Grade vermutete, der Keim der Anneliden trotz seiner typischen Cell-lineage innerhalb gewisser Grenzen ein äquipotentielles System. Freilich bedarf alles erneuter und zwar speziell auf die entwicklungsphysiologischen Fragen gerichteter Erforschung.

Auf botanischem Gebiete sind von H. Winkler (4) Untersuchungen über „Merogonie“ an Eiern der Fucacee *Cystosira barbata* ausgeführt worden: Kernlose oder kernhaltige Eifragmente liefern ganze Pflanzen als Resultat, ein Ergebnis, das, wie Giard (5) ins Gedächtnis ruft, schon von Rostafinsky im Jahre 1877 in einer polnisch geschriebenen Arbeit mitgeteilt worden ist.

Alle diese Arbeiten über Ganzentwicklung von Bruchstücken des unfurchten Eies haben ihre Hauptbedeutung darin, dass sie die An-

nahme einer komplizierten Struktur des Eiprotoplasmas durchaus unannehmbar erscheinen lassen: eine solche Struktur nämlich könnte nicht ganz bleiben und auch nicht als Ganzes wiederhergestellt werden, wenn man ihr beliebig viel genommen hat. Ein Wiederherstellen eines „Ganzen“ überhaupt muss man aber, wie ich nach wie vor behaupte, annehmen, wenn Ganzes resultieren soll.

In diesem Sinne haben gerade die „Merogonie“-Versuche eine ganz direkte Beziehung zu meinem Lokalisationsproblem. —

Die Zahl der Autoren, welche mit Roux und Weismann alles Fundamentale der Differenzierung in rätselhafte Eigenschaften der Kerne verlegen, scheint von Jahr zu Jahr abzunehmen. In der That spricht für solche Annahme ja kein einziger Grund, vielmehr sprechen alle Verlagerungs- und Entnahmeversuche direkt dagegen, ganz abgesehen davon, dass man selbst bei Annahme von Reserveplasson und derartigen Dingen den Schwierigkeiten meines Lokalisationsproblems (I. 34, II. 5) doch nicht ausweicht.

Bonnevie, welche bei Strongylus- und Rhabdonemaarten auf die Boverische Chromatinreduktion in den somatischen Zellen fahndete, konnte nichts dieser Entsprechendes auffinden, sodass jenes Phänomen auf die Arten der Gattung Ascaris beschränkt zu sein scheint. Seine Bedeutung erscheint damit noch problematischer. (Hierzu auch Boveri 1.)

Dass Nathansohn (vgl. Pfeffer [1]) bei Spirogyra, Haecker (1) bei den Furchungszellen von Cyclops durch Einwirkung von Äther zeitweise amitotische Kernteilung hervorrufen konnte¹⁾, ohne den Entwicklungsablauf, der später wieder mittelst Mitosen vor sich ging, irgendwie zu schädigen, scheint gegen eine fundamentale entwicklungsphysiologische Bedeutung der Karyokinese zu sprechen. Freilich darf nicht unerwähnt bleiben, dass Haecker seine Beobachtungen mit einiger Reserve mitgeteilt hat. Boveris (4) wichtige Ermittlungen über mehrpolige Mitosen sollen in anderen Zusammenhängen erörtert werden (pag. 839 f., 870).

Giardina fand bei Dytiscus, dass hier nur die Keim- nicht aber die Nährzellen alles Chromatin besitzen; doch ist über die Herkunft dieses Verhältnisses nichts ausgemacht.

¹⁾ Hierher auch Schimkewitsch (2).

Wir erwähnten diese Fakten gleich hier, da sie zu wenig zahlreich und zur Zeit zu wenig ausbeutbar sind, um ein Kapitel über „Kernspezifitäten“ an späterer Stelle dieses Aufsatzes damit auszufüllen.

Die Erwähnung einer seltsamen Beziehung der räumlichen Relationen von Furchungsstadien zu denen des Erwachsenen mag diesen Abschnitt beschliessen.

Schon vor einigen Jahren fand Crampton (1), dass bei der typisch links gewundenen Schnecke *Physa heterotropha* auch die Furchungsspiralen eine der normalen entgegengesetzte Windung zeigten; die Erwähnung dieses Befundes wurde im vorigen Referate vergessen. Holmes, der eine eingehende Cell-lineage für *Planorbis trivolvis* lieferte, hat die Cramptonschen Angaben neuerdings für diese Form und für *Ancylus rivularis* bestätigt.

Es ist klar, dass hier enge Beziehungen zwischen der Organisation des Eies und des Erwachsenen, und zwar gerade im Sinne einer intimen Richtungsstruktur, zum Ausdruck kommen.

III. Orientierung über die Einzelprobleme der Entwicklungsphysiologie.

Dieser Abschnitt könnte füglich in einem Aufsätze, der sich wie der vorliegende als Fortsetzung eines anderen darstellt, fortfallen, wenn, wie geschehen, sein Gegenstand in jedem anderen ziemlich eingehend abgehandelt worden ist: soll er doch nur die Einteilung des Ganzen rechtfertigen, und dieser Forderung, könnte man meinen, sei mit einem Male genug geschehen.

Wenn ich mich gleichwohl nicht entschliessen konnte, diesen Abschnitt dieses Mal zu streichen, so liegt das im Wesen der Sache selbst begründet. Dieser Abschnitt nämlich ist derjenige, der schwieriger zu bewältigen ist als alle anderen, ist derjenige, der naturgemäss beim Autor selbst die geringste Befriedigung hervorruft und zurücklässt.

Es gilt, allem Einzelnen seinen Platz anzuweisen im Ganzen, was ist nun das Ganze? Was ist das Einzelne? Ja, in dem Umstand, dass das Einzelne unser Werk, das Ganze das Werk der Natur ist, darin liegt wohl der letzte Grund aller Schwierigkeit.

Ich habe früher den Stoff gliedert in die Abschnitte: Mittel,

Potenzverteilung, Ursachen, Effektspezifität, Selbstdifferenzierung; dazwischen ward ein Kapitel über mein Autonomieproblem eingeschoben.

Vielleicht hätte man den Stoff schlechter gliedern können, aber befriedigend war auch meine Gliederung nicht. Sie bedarf, soll sie trotzdem in den Grundzügen beibehalten werden, zum mindesten einiger Erläuterung.

Die Potenzverteilung werde dieses Mal vorangestellt, da sie sich an das Blastomerenkapitel logisch gut anschliesst: in beiden Abschnitten ist nur von der Möglichkeit des Geschehens die Rede, noch nicht vom Geschehen selbst; beide sind die hypothesenfreiesten Abschnitte, sie sind zugleich diejenigen, die erkenntnistheoretischer Beihülfe am wenigsten bedürfen, wenigstens sobald über den Begriff der Potenz selbst nicht weiter reflektiert wird; aber solches kann in beiden Abschnitten, so wie sie sich ohne weiteres darstellen, unterbleiben. Potenz heisst mögliches Schicksal und es wird zunächst nur untersucht, wie eben mögliche Schicksale verteilt sind.

Mit der Behandlung der Mittel der Entwicklung oder allgemeiner der Formbildung beginnen aber sofort die erkenntniskritischen Schwierigkeiten, ja schlimmer, beginnen Dunkelheiten:

Im strengsten, logisch allein durchaus widerspruchslosen und eindeutigen Sinne ist „Ursache“ die Gesamtheit der Elemente eines abgeschlossen betrachteten Systems in einer bestimmten Konfiguration A, insofern sich aus ihr als „Wirkung“ das Totale einer Konfiguration B notwendig ergibt. Diese Definition taugt aber nicht zur praktischen Verwendung. Mit Rücksicht auf eine solche könnten wir Ursache allemal denjenigen Faktor nennen, der als letzter unter allen zum Geschehen notwendigen Faktoren das Geschehen hervorruft. Also ist bei einem Keim, der in der Entwicklung durch Sauerstoffentziehung sistiert wurde und mit Neuhinzutritt von Sauerstoff die Entwicklung fortsetzt, der Sauerstoff „Ursache“ der fortgesetzten Entwicklung. Wer würde aber hier nicht Schwierigkeiten fühlen?

„Ursache“ im Sinne einer engeren Spezifitätsbeziehung ist sicherlich der Sauerstoff für das Sichweiterentwickeln überhaupt, aber offenbar nicht für das Sichsoentwickeln und noch weniger für einen bestimmten ins Auge gefassten Entwicklungsvorgang. Wenigstens würden wir, wenn wir den Sauerstoff auch als Ursache in diesem Sinne gelten liessen, für etwas sehr Wesentliches an den Entwicklungsphänomenen keine Sonderbezeichnung haben.

Wir müssen also bis zu einem gewissen Grade logisch willkürlich vorgehen; freilich soll unser Vorgehen sachlich nicht willkürlich sein:

Der Ursachebegriff muss, kurz gesagt, praktisch so gefasst werden, dass er denjenigen Faktor, welcher den wesentlichsten Charakterzug der ontogenetischen Effekte bestimmt, unter allen überhaupt für diese Effekte notwendigen Faktoren, gesondert bezeichnet; die wesentlichsten Charakterzüge dieser Effekte sind nun Lokalität und Qualität. Bezüglich letzterer aber wissen wir nie oder doch nur höchst selten, ob etwas äusseres Hervorrufendes an ihrer Bestimmung Anteil hat oder nicht, wobei mit der Bezeichnung „äusseres“ natürlich nicht nur ausserhalb des Organismus überhaupt gelegene Faktoren gemeint sind. Wir müssen daher praktisch, um die Sonderheit eben dieses Charakterzuges zu kennzeichnen, diejenigen Faktoren, welche die Lokalität von Effekten bestimmen, „Ursachen“ nennen, und dürfen wahrhaft von aussen (wenigstens teilweise) mitbestimmte Qualität nur mit in Rücksicht ziehen, wenn wir irgend welche Gründe für die Vermutung haben, dass sie vorliegen könnte.

So hätten wir denn eine logische Basis für den dritten der von uns zu schreibenden Abschnitte; wir haben sie aber noch nicht für den zweiten!

Was sind denn Mittel der Ontogenese? Alle diejenigen notwendigen Faktoren, die keine Ursachen in dem eben definierten Sinne sind. — Müssen wir in diesem Negativen stehen bleiben?

Logisch unanfechtbar wäre diese negative Definition wenigstens.

Aber wir möchten wohl etwas Positives über unsere Mittel erfahren. Hier liegen nun in der That tiefe Schwierigkeiten, und das scheinbar einfachste Kapitel der Entwicklungsphysiologie, das vom Einfluss der Temperatur, des Mediums, des Sauerstoffes, der Kapillarität u. s. w. handelt, ist in Wahrheit das dunkelste.

Das Wort „Mittel“ ist im Sinne einfacher, deskriptiver Teleologie, ohne irgend etwas zu präjudizieren, gewählt worden: es führt doch nun einmal der ontogenetische Verlauf zu etwas Bestimmten, es sind doch andererseits eine Menge Faktoren da, die bei diesem Verlauf eine wichtige, wenn schon nicht eigentlich im Charakteristischen des Effektes selbst zur Geltung kommende Rolle spielen: diese Faktoren Mittel zu nennen, liegt nahe.

Ich hätte sie auch „Bedingungen“ in noch allgemeinerer Weise nennen können, und zwar naturgemäss notwendige Bedingungen, aber das hätte dem charakteristischen Grundzug der Ontogenese weniger Rechnung getragen.

Die Verwendung der Mittel, um so zu reden, ist natürlich auch in jedem Falle notwendig, da ja jedesmal unter der Gesamtheit der obwaltenden Faktoren das Geschehen notwendig ist; aber in Regulationsfällen können wohl andere Mittel, als sonst verwandt waren, natürlich auch wieder notwendig, zur Verwendung gelangen. Auf diese Einsicht liesse sich geradezu eine Definition regulatorischen Geschehens gründen, die vielleicht nicht ohne Bedeutung wäre.

In der notwendigen Mittelverwendung zeigt sich einmal der Ausdruck des allgemeinen energetischen Geschehens am Organismus: Mittel können Energiequellen sein, als solche müssen sie natürlich nicht nur Energiequanten sondern auch bestimmte, nämlich nach dem zweiten Hauptsatze kraft der Intensitätsverhältnisse verfügbare Quanten darstellen. Merkwürdige Beschränkungen zeigen sich in Hinsicht der Verwendung energetischer Mittel; sie sind offenbar ebenso im Organismus gegeben, wie die erwähnte anders-mögliche (regulatorische) Verwendung derselben in ihm gegeben ist.

Wir stehen hier einerseits vor den allgemeinen Problemen des Geschehens überhaupt: alle Dunkelheiten, die dem Energieumsatz, namentlich nach seiner qualitativen Seite und namentlich in seiner Verbindung mit dem Begriffe der Auslösung, noch anhaften, haften auch unseren Problemen an.

Zum anderen stehen wir aber auch vor Sonderproblemen, die sich nicht gerade grosser Helle erfreuen: wenn die Verwendungsart von Energiequellen bis zu einem grossen Grade vom Organismus ausgeht, was geschieht denn eigentlich an ihm im Augenblick der Verwendungsbestimmung? Das Wort „Katalyse“ stellt sich hier ein, dem dieses Mal ein Sonderabschnitt gewidmet sei.

Chemische Mittel sind, von ihrer energetischen Natur abgesehen, noch etwas anderes; sie dienen, selbst ein Spezifisches, zu Spezifischem. Im übrigen wiederholen sich alle problematischen Dinge.

Den „äusseren“ Mitteln gegenüber erscheinen die inneren geradezu, so seltsam es klingen mag, als weniger dunkel: sie nehmen wenigstens nicht jene Zwitterstellung ein wie jene, von denen wir einiges wissen, anderes aber gar nicht: über die Rolle des Aggregatzustandes der lebenden Substanz und seiner Änderungen können wir gewisse recht klare Einsichten erlangen, und bezüglich der Rolle rein „physiologischer“ Mittel, wie Zellteilung u. s. w., wissen wir, dass wir über die Natur dieser Mittel eben gar nichts wissen.

Im Übrigen wird das Kapitel über die „Mittel“ selbst alles notwendige Begriffliche enthalten.

Im Abschnitt über die Spezifität der Effekte können die allgemeinen Kapitel über Kern- und Plasmaspezifitäten dieses Mal, da nichts wesentlich Neues vorliegt, fortbleiben; der dritte Unterabschnitt „von der Beendigung morphogener Elementarprozesse“ mit seinem Anhang soll aber durch mehrere andere Abschnitte ersetzt werden, da hier in den letzten Jahren gewisse Einsichten in Faktoren gewonnen sind, von denen gewisse Züge der Spezifität der Effekte wesentlich abhängen.

Der Abschnitt über Selbstdifferenzierung endlich kann sehr kurz gestaltet und einem anderen Hauptteil als Unterabschnitt eingefügt werden.

IV. Von der Verteilung der Potenzen im Keimganzen.

Die zum Verständnis etwa notwendigen Begriffsdefinitionen mögen im früheren Aufsätze nachgesucht werden.

Selbstverständlich kann jetzt, nachdem der Begriff des harmonisch-äquipotentiellen Systems einmal eingeführt ist, und alle sich aus seiner Zergliederung ergebenden Folgen erörtert wurden, alles etwa über harmonische Äquipotentialität Ermittelte gleich hier mitgeteilt werden, ohne dass es eines besonderen Abschnittes dafür bedürfte. Soweit reine Entwicklung vorliegt, ist des Ermittelten nicht eben viel; anders steht es mit Potenzen, die sich in sekundären Regulationen äussern.

1. Primäre Potenzen.

In einer wichtigen vorläufigen Mitteilung zeigte Spemann (1), dass das Medullarrohr der Tritonlarven ein äquipotentielles, und zwar ein harmonisches System sei, und zwar sowohl um die Achse herum wie in¹⁾ ihr; durch Medianeinschnürungen an Embryonen mit eben angelegter Medullarplatte zwang er das Vorderende jenes Rohres zur Bildung zweier vollständigen, nebeneinander gelegenen Kopfteile, durch Quereinschnürung¹⁾ rief er in seiner Mitte eine zweite völlig normale Differenzierung zum Hirn hervor: die Versuche bieten die durchgreifendste Analogie zu den von mir (I. 21.) früher an Asteridengastrulis angestellten. Auch bei Spemanns Objekte tritt die Ersatzdifferenzierung nicht mehr auf, wenn die normale schon in Gang ist, d. h. wenn die Medullarwülste deutlich sichtbar sind; es schien unserem Autor dabei, als träte am Medullarrohr überhaupt die Schicksalsdetermination in dessen vorderen Teilen früher als in dessen hinteren ein.

¹⁾ Dieses Resultat wird soeben von Spemann provisorisch widerrufen. (Arch. Entw.-Mech. 15. pag. 524.)

Die schon oben kurz erwähnten Befunde von Kopsch (1) an Forellenskeimen gehören wohl auch in diese Gruppe: er spaltete einen Teil der Embryonalanlage mit vorn schon ausgeprägten Urwirbeln durch Einwirkung des elektrischen Stroms in zwei halb, nicht ganz, organisierte Hälften; hinten, wo die Somitenbildung noch nicht einsetzte, gestaltete sich das Material dann zu zwei Ganzorganisationen aus. Wie schon gesagt, scheint mir von wahrer Regeneration des Fehlenden vom Vorhandenen aus hier keine Rede zu sein, mir scheint vielmehr, abgesehen von den Sonderheiten der Teleostierentwicklung überhaupt, der Fall ganz ebenso zu liegen, wie in jenem Spemannschen Versuch, bei welchem durch Medianeinschnürung des vorderen Teiles des Medianrohrs zwei Köpfe auf dem Wege erzielt wurden, dass sich ein harmonisch äquipotentiell System vor Beginn der Differenzierung in zwei kleinere, aber ganze Systeme solcher Art spaltete. — Auch in einem der von Zingerle deskriptiv-analytisch behandelten Fälle¹⁾ von Missbildungen des Centralnervensystems scheint es sich mir um Spaltung eines Systems in zwei neue Ganze zu handeln: bei einem „cyklopischen Gehirn“ fand Zingerle nämlich das zugehörige Rückenmark teilweise ganz, teilweise abnorm, streckenweise aber annähernd doppelt ausgebildet, ein Befund, der durch Annahme einer vor Beginn der Differenzierung eingetretenen teilweisen Spaltung wohl am verständlichsten wird.

Äquipotentielle Systeme, zwar nicht „harmonischer“ Art, dürften in allen denjenigen Geweben vorliegen, für die es erwiesen ist, dass Organbildungen von ihnen an beliebigen Orten, je nach der Örtlichkeit des sie auslösenden formativen Reizes, ihren Ausgang nehmen können. In dem Kapitel über die genannten Reize wird näher auf diese Fälle, vorwiegend an der Hand der Publikation von Herbst eingegangen werden.

An dieser Stelle sei nur ein auch experimentell behandeltes Beispiel diskutiert: Herbst (5) und Spemann (3) sind unabhängig voneinander, der eine durch Analyse des teratologischen Materiales, der andere auf Grund von Versuchen, in denen die primäre Augenblase verhindert ward, das Ektoderm zu berühren, zu der Ansicht gekommen, dass es in hohem Grade wahrscheinlich sei, es werde die Bildung der Augenlinse durch Berührung des Epithels seitens der Augenblase ausgelöst. Nun liegt zwar in dem Versuche Spemanns, der ja ein Negatives aussagt, ein positiver Beweis für einen hinsichtlich der Potenzen der Epidermis zu ziehenden Schluss nicht vor, es ist aber wohl

¹⁾ Diesem Falle schliessen sich manche ähnliche in der älteren teratologischen Litteratur beschriebene an. Näheres bei Zingerle.

auf Grund desselben und ebenso auf Grund der von Herbst namentlich verwerteten Erscheinung der „Cyklopie“ sehr wahrscheinlich, dass das Körperepithel, wenigstens des vorderen Körperteiles, mit jedem seiner Elemente auf den von der Augenblase ausgehenden Reiz mit Linsenbildung antworten könne. Dann aber wäre jenes Körperepithel ein äquipotentiell System, freilich kein harmonisches, wie schon gesagt, sondern eines anderer Art, nämlich „mit komplexen Potenzen“, würde also einer Systemkategorie angehören, über die wir anlässlich der Erörterung sekundärer Potenzen näheres mitzuteilen haben werden¹⁾.

In gewissem Sinne ein äquipotentiell System, freilich ohne die Zusätze harmonisch oder komplex, könnte man, hinsichtlich der Centrosomenbildung, wohl die Zelle nennen; nach den Forschungen über künstliche Astrosphären (Morgan 9) und künstliche Parthenogenese (Loeb 3, 5, 6, 8) und dem, was sich cytologisch daran anschloss (Wilson 5), scheint jeder Teil des Eiprotoplasmas zur Bildung von Centrosomen befähigt zu sein.

Endlich wenden wir uns wieder harmonisch-äquipotentiellen Systemen zu, aber solchen, welche nicht eigentlich von embryonalen, sondern von Reserveorganen, wenn man es so nennen will, repräsentiert werden.

Man könnte hier über die Benennung der Vorgänge als primär regulatorisch, also als im strengsten Sinne entwicklungsphysiologisch, in Zweifel sein, da es jedenfalls Vorgänge sind, die durch einen künstlichen Eingriff hervorgerufen wurden; da sie aber reine Bildungs- oder Differenzierungsvorgänge, keine Umbildungs- oder Umlagerungsvorgänge sind, mag ihre Erwähnung doch in diesem und nicht erst im nächsten Teilabschnitte Platz finden.

An dem Hauptobjekt dieser Gruppe, am Stamm der Tubularia, dessen Reparation neuerdings auch histologisch untersucht ward (Stevens [2], ist wesentlich Neues über die eigentliche Potenzenfrage an sich seit meiner im Jahre 1899 erschienenen und im vorigen Bericht schon kurz vorwegnehmend mitberücksichtigten Arbeit (I, 35) nicht ermittelt; was über das Objekt von mir und von anderen neu ermittelt wurde, gehört in Strenge anderen Problemgruppen an und kommt erst später zur Diskussion.

Ich zeigte damals, wie ausserordentlich deutlich die harmonische

¹⁾ Anregung zur Aufdeckung weiterer ähnlicher Fälle kann der von Albrecht (5) beschriebene „Fall von Pankreasbildung in einem Meckelschen Divertikel“, sowie vielleicht manches andere Teratologische bieten: vielleicht besitzt das gesamte Dünndarmepithel gleichermassen die Potenz zur Pankreasanlagebildung.

Äquipotenz in ihren beiden Charakteristiken an *Tubularia* in Erscheinung tritt.

Einmal ist das, was ein beliebiger Querschnitt leistet, durch seinen Abstand von der Wundfläche bestimmt; solches zeigt sich daran, dass man an Stämmen, deren Länge so gross ist, dass Differenzen derselben für Bestimmung der Länge des Areals der Tentakelanlagen notorisch nicht in Betracht kommen, die Wunde in jeden beliebigen Querschnitt verlegen kann und stets ein normales Reparationsresultat erhält. Ja sogar bei Stämmen, denen am oberen Ende ein kleines Stück aufgepfropft wurde, kommen, wie F. Peebles zeigte, für die Schicksalsbestimmung an dem nunmehr neuen Ganzen nur die Abstände von dem absoluten Oralende in Betracht, und solches ist noch selbst dann der Fall, wenn die Pfropfung invers war; auch dann kann die Neuanlage durch die Pfropfstelle hindurch reichen, als sei dort gar nichts geschehen.

Zum anderen bestimmt die absolute Länge der Objekte das Schicksal der Querschnitte, was dadurch bewiesen wird, dass, von einer gewissen Stammlänge an abwärts, eine Proportionalität zwischen Stamm- und Areallänge besteht.

In meinen analytischen Formeln (I. 34, II. 5) für das Geschehene an harmonisch-äquipotentiellen Systemen, die ich in einer jüngst erschienenen Arbeit (10) um eine vermehrte, kommen diese beiden Seiten des Geschehens gleichermassen zum Ausdruck.

Es ist vielleicht nicht überflüssig daran zu erinnern, dass auch durch die Blastomerenversuche beide Seiten illustriert werden, indem nämlich die Verlagerungsversuche das Massgebende der Abstände von einem Endpunkte, die Entnahmeversuche die Bedeutung der absoluten Objektgrösse als jeweils Wesentlichstes vor Augen führen.

Bei *Hydra* gelang King (2) die Verschmelzung zweier Pfropfobjekte zu einem einheitlichen Systeme, falls das eine sehr klein war; in diesem Falle liess sich selbst seine „Polarität“ umkehren, so dass, abgesehen von dem anderen Charakter aller Restitutionsgeschehnisse bei *Hydra*, die Verhältnisse ähnlich lagen wie in jenem erwähnten Versuche der F. Peebles an *Tubularia*. Hefferan pfropfte aus 3–4 Stücken einen neuen Hydrastamm zurecht, und dieses bildete seine Knospen in einer für ihn als Ganzes normal gelegenen Knospungsregion, ohne jede Rücksicht auf die alten Knospungszonen der Partner.

In den Stolonen der *Clavellina* gelang es mir (10, auch 11) jüngst, ein neues harmonisch-äquipotentielles System zu entdecken: beliebige abgeschnittene Stolostücke formen sich, wie sie da sind, zu einer kleinen

Clavellina ihrer Länge nach um, und der sich an die Körper der Einzeltiere basalwärts anschliessende Hauptstolo vermag sein oberes Ende zu einer neuen Ascidie umzugestalten, ganz so wie sich das obere Ende der Tubularia zu einem Hydranthen umformt. Es genügt, auf diese jüngst erschienenen Untersuchungen mit diesen wenigen Worten hingewiesen zu haben.

Am Schlusse dieses Abschnittes ist nun wohl der geeignete Ort auf gewisse Ermittlungen Rhumblers (5) an der Foraminifere Orbitolites kurz einzugehen: Rhumbler hat an gesammelten Schalen der genannten Form eine grosse Anzahl verschiedenartiger Doppelbildungen, die als Verschmelzungsprodukte¹⁾, nach Art meiner Echinidengrosskeime gedeutet werden, beobachtet. Es handelt sich entweder um zwei vollständige, sich gegenseitig in der Form derangierende Individualbildungen mit einer gemeinsamen „Stauwand“, wobei die Ebenen der Partner gleich oder zu einander geneigt sein können: solche Objekte werden als Verschmelzungsprodukte später Stadien oder auch junger Stadien mit nicht gleichgerichteten Achsen aufgefasst; oder es handelt sich um wirkliche Einheitsbildungen mit doppelter Embryonalschale nebst ersten Kammern im Inneren: hier wird vermutet, dass die Verschmelzung gleichsinnig und in sehr frühen Stadien eingetreten sei. Alle diese Bildungen, zumal die Einheitsbildungen, werden z. T. mechanisch verständlich zu machen gesucht, wobei die Lage der Poren an den Embryonalschalen eine Rolle spielt; bei den einheitlichen Gebilden zwingen sich die Partner gegenseitig zur Aufgabe der Bildung einer Hälfte des Ganzen: dadurch kommt ein Ganzes zu stande.

Rhumbler hat es plausibel zu machen gewusst, dass der Kammerzuwachs des Orbitolites von gewissen physikalischen Faktoren, bei denen Oberflächenenergie die Hauptrolle spielt, abhängig sei, dass er vor allem nicht von dem bereits vorhandenen Schalenmaterial abhängt, sondern nur vom Ort und der Form der Sarkodenaustrittsfläche, was sich namentlich in den Regenerationserscheinungen zeige.

Wenn er aber daraus, dass, wie es scheint, Orbitolites thatsächlich keine eigentlich fixierte Form als Ganzes besitzt, schliessen will, dass man auch bei Metazoen vom Ei eigentlich nur sagen dürfe, es bringe die

¹⁾ Zwar erscheint auch mir diese Deutung als zulässig, es sei aber doch darauf hingewiesen, dass es eben eine Deutung ist. Möglich wäre es doch auch, dass hier unvollständige, sehr früh, vor der Schalenbildung eingetretene Teilungen vorliegen. Die äusseren Doppelercheinungen könnten in beiden Fällen dieselben sein, ebenso wie sie an Echinidenlarven bei unvollständigen Teilungen und bei Verwachsungen ohne Einheitsresultat dieselben sind.

beiden ersten Blastomeren hervor¹⁾, so scheint uns solches durchaus unzulässig.

Wir würden aus Rhumblers wichtigen Befunden nur schliessen, dass bei Orbitolites in der That die Gesamtform bis zu hohem Grade zufällig sei, ebenso wie diejenige eines Baumes oder mancher Polypenstöcke in gewissem Grade zufällig ist. Dadurch kennzeichnen sich eben alle diese Gebilde als offene Formen unserer Definition (Driesch I. 19. pag. 105). Sind sie doch auch dadurch gekennzeichnet, dass sich alle ihre Teile nach einander bilden, dass sie das Protokoll ihrer Ontogenese zeitlebens an sich tragen.

Aber die Metazoenindividuen sind eben keine offenen Formen, das eben aufgeführte Keimzeichen gilt für sie nicht: ihre Ganzform ist nicht zufällig.

Mag daher auch Orbitolites kein Formenziel als Ganzes haben: Die Verhältnisse an Metazoen werden dadurch gar nicht berührt; hier handelt es sich nicht um ein blosses Weiterwachsen in wesentlich immer derselben Art.

Für das Ganze des Orbitolites also hat Rumbler den zufälligen Charakter vielleicht in der That gezeigt und hat die Faktoren, von denen er abhängt, nachgewiesen: hier giebt es keine eigentliche Potenzverteilung; das eigentlich Spezifische seiner Form im Einzelnen muss er natürlich trotz der das Ganze bestimmenden physikalischen Faktoren auch als gegeben hinnehmen.

2. Sekundäre Potenzen.

In wenigstens etwas eingehenderer Weise, als es früher geschah, seien diesmal die sich in echtem Formregulationsgeschehen äussernden Potenzen für unsere Zwecke verwertet, obschon solches um so eher in Kürze geschehen kann, als ja in meinen „Organischen Regulationen“ (5) eben diese Geschehnisse eine ziemlich erschöpfende Behandlung erfahren haben. Auf dieses Buch verweisend, werde ich vorwiegend die in die Jahre unseres Referats (1899—1901) fallenden Untersuchungen berücksichtigen und unter diesen wieder diejenigen bevorzugen, welche erst nach Abschluss jener Arbeit, also seit der zweiten Hälfte 1901 erschienen sind.

Nur hinsichtlich der ihnen zu Grunde liegenden Potenzen gehen uns Regulationsphänomene hier an; viele in meiner Schrift erörterte

¹⁾ Einen Satz, den er allerdings durch den Zusatz: beim Froschei seien das eben Froschblastomeren, eigentlich wieder aufhebt.

Fragen bleiben also jetzt dem Kreis der Betrachtungen fern und werden vielleicht an anderen Stellen dieses Aufsatzes kurze Erörterung finden. Wenn ich z. B. die Restitutionen in solche der Konstruktion, Destruktion, Verlagerung, Umdifferenzierung u. a. w. sonderte, so betrifft diese Klassifikation die Mittel des regulatorischen Vorgehens, und wenn ich wiederholt Betrachtungen anstellte über die Frage, was denn Formregulationsgeschehen auslöse, so ist solches eine Frage nach den Ursachen.

Die analytischen Ergänzungen, welche in meiner schon erwähnten jüngst publizierten Ascidienarbeit (11) über den Prozess der Destruktion enthalten sind, ob er nämlich das definitiv Regulatorische oder vielmehr einen Durchgang darstelle, und ob er ein umgekehrter Prozess sei oder nicht, haben ebenfalls nichts Eigentliches mit der Frage der Potenzenverteilung zu thun, sondern gehen die Wege des Geschehens, also in letzter Hinsicht auch wieder die Mittel in unserem Sinne an. Dagegen wird ein kleiner analytischer Zusatz aus meiner ebenfalls erst jüngst veröffentlichten Arbeit über die Echinidenblastomeren (12) am Schluss wenigstens gestreift sein.

Wir wollen unseren Stoff gliedern unter Zugrundelegung der beiden Hauptarten von Lebenssystemen, die uns beim Studium der eigentlichen Restitutionen entgegentreten. Jeder Abschnitt soll selbst die betreffenden Definitionen enthalten.

a) Harmonisch-äquipotentielle Systeme.

Hier ist eine Definition nicht mehr vonnöten. Nachdem durch meine Untersuchungen an Tubularia (I. 30. 35), durch Morgans (I. 16. II 6. 7. 16) und Rands (I. II. 1.) Forschungen an Planaria und Hydra die Grenzen des Formregulationsvermögens gewisser Organismen sich als von ausserordentlichem Umfang erwiesen hatten, ist auf der so geschaffenen Bahn rüstig weitergearbeitet worden.

Planaria hat sich nach wie vor als Prototyp eines harmonisch-äquipotentiellen Systems erwiesen: die Elemente seines Körpers leisten regulatorisches Wachstum oder regulatorische Umgestaltung, wie es im Interesse der Erreichung normaler Endformen gerade nötig ist (Morgan, Bardeen, Voigt, Monti, Lemon), die regulatorischen Differenzierungsvorgänge scheinen vorzugsweise vom Parenchym auszugehen (Stevens), [1] auch die neuen Nervenzellen werden von ihm geliefert, zwar stets im Anschluss an ältere nervöse Teile und von den Fasern derselben durchsetzt (s. auch Flexner I., E. Schultz 1, 2). Von Einzelheiten sei die Rückbildung des alten Pharynx, in Stücken, für die er zu

gross ist, und sein Ersatz durch einen neuen passenden erwähnt (Bardeen); ebenfalls bedeutsam erscheint der Ersatz des vorderen Darmhauptastes in Bruchstücken durch einen beliebigen Darmnebenast sowie das Vorkommen von Darmastverschmelzungen (Bardeen). Die verschiedenen Species verhalten sich übrigens in Hinsicht der Beteiligung von reiner Umbildung und von Regeneration am Regulationsvorgange verschieden (Lillie [3], Morgan [6. 7. 16]), und solches ist auch bei derselben Species der Fall, je nachdem den sich regulierenden Bruchstück Nahrung geboten wird oder nicht; ersterenfalls überwiegen Regenerationsprozesse (Morgan 16).

Ritter-Congdon entdeckten seltsame Regulationen der Umformung bei dem Rhabdocölen *Stenostoma*: wenn sie ihm nach schon eingeleiteter Teilung eine neue Teilungsebene künstlich aufzwangen, beobachteten sie ein Wandern der Hirnanlagen an den Ort des neuen Ganzen und eine Reihe von Rückbildungen (Wimpergruben, Einschnürungen) und Neudifferenzierungen, die alle im Dienst dieses neuen Ganzen standen. Child (3) bestätigte die Beobachtungen im wesentlichen; er bemerkt, dass nur junge Tiere zur Rückbildung der Trennungsepten nach Setzung einer neuen Teilungsfläche befähigt seien.

Die seltsamen von Peebles (I. 1) und Rand (I.) aufgedeckten Wachstums- und Differenzierungsregulationen an isolierten Hypostomen von *Hydra* sind in meinen „organischen Regulationen“ sehr eingehend behandelt; King (2) deckte neuerdings eine zur Proportionalität führende Reduktion des Hypostoms, (aber nicht der Tentakelzahl), auf bei Objekten, die aus der vorderen Hälfte eines Individuums entstanden waren, und für die das alte Hypostom zu gross war; dieser Vorgang hat sein Analogon in der Reduktion „zu grosser“ Köpfe an Planariavorderenden, die sich regenerativ vervollständigten (Morgan).

Überhaupt dürften proportionale Verkleinerungen des Stammes im Gefolge von Regenerationen, zur Erreichung der Harmonie des Ganzen, nicht selten sein; regulatorische Umformungen des Regenerates gehen ihnen zur Seite; die wichtigen in dieser Hinsicht von Morgan an regenerierten Fischschwänzen (8, 23) und Planarien obwaltenden Verhältnisse sind in meinem Buche eingehend behandelt; auch alle, meist älteren, Ermittlungen über den nachträglichen Richtungsausgleich ursprünglich schiefer Regenerate (Barfurth [I. 1.] u. a.) gehören in diesen Zusammenhang¹⁾.

¹⁾ F. Peebles (1) und Morgan (15) konnten zeigen, dass das von mir (I. 27) bei *Tubularia* gefundene, mit schiefer Operationsschnitt und (nach Peebles freilich nicht stets) schiefer Anlage der Tentakelkränze zusammenhängende, schiefe Auswachsen des

An dem Protozoon Stentor hat nun Morgan (13) Analogien zu sämtlichen an Planaria und anderen Formen aufgedeckten Restitutionsarten bekannt gemacht: auch Stentor ist in Hinsicht seiner sekundären Potenzen durchaus ein harmonisch-äquipotentiell System; die Körperelemente spielen bei diesem einzelligen Wesen die Rolle der Zellen, ein Geschehnis, das die Zelle selbst und noch mehr die einzelnen Kerne für recht bedeutungslos bei allen Restitutionsgeschehnissen erscheinen lässt; Stentor reduziert sein altes Peristom in Bruchstücken zur proportionalen Grösse, er bildet sich nach Bedürfnis an Ort und Stelle ohne echte Regenerationsvorgänge ein neues aus, und er leistet Wachstumsausgleiche jeweils nötiger Art.

In einer jüngst publizierten Arbeit (11) reihte ich den bekannten Objekten der Restitutionsforschung in Clavellina ein neues an: der Kiemenkorb ist es hier, der alles Gewünschte, sowohl als Ganzes wie in Bruchstücken, zu leisten vermag; mit Hülfe von Reduktionsprozessen geht er auf ein unorganisiertes Stadium zurück und aus diesem gestaltet sich eine neue Ascidie heraus, von den Dimensionen und Organisationsbestandteilen, wie es der Grösse der Gesamtmasse entspricht. Auch bei Tubularia (13) konnte ich eine neue Reduktionsregulation, im Interesse der Wahrung der Proportionalität von Stamm- und Anlagegrösse geschehend, aufdecken.

Über Torreys Forschungen an Renilla liegt erst eine sehr kurze Mitteilung vor; verschiedene Restitutionsgeschehnisse dürften hier ineinander greifen.

Auf Botanischem Gebiet hat vor allem Vöchting (1) in seiner Knollenarbeit eine Fülle der seltsamsten, sich vorwiegend in Umdifferenzierungen äussernden, Potenzen restitutiver Art bekannt gemacht. Bei Goebel (I.) und Massart andererseits findet man Zusammenstellungen des Bekannten; auch meine „Organischen Regulationen“ gedenken der botanischen Restitutionsphänomene.

b) Einfache äquipotentielle Systeme.

Weit einfachere Potenzverhältnisse liegen sekundären Regulationen zu Grunde, wenn dieselben nur in der Destruktion ungehörig liegender Organe oder Organteile bestehen, ohne dass dieselben irgendwie ersetzt zu werden brauchen. Solche Destruktionen waren schon früher von mir für Tubularia (I. 30), von Rand (I.) für Hydrantakeln an sich regulierenden Hypostomen aufgedeckt worden. Resorptionen eingeneuten Hydranthen nicht eine Folge jener Operations- und Anlageart, sondern eine Folge von negativem Stereotropismus ist.

pfropfter Knospen beobachtete dieser Forscher neuerdings (1) für dasselbe Objekt, aber nur falls sie sehr klein waren, sonst machten sie sich mittelst einer Wanderung zum Fuss hin frei; nach Hefferan kann auch das Gegenteil, nämlich Verschmelzung eines durch Pfropfung entstandenen doppelköpfigen Objektes zu einer Einheitsbildung statthaben; Species und Ort der Pfropfung sind hier massgebend. Resorptionen einzelner Tentakeln wurden bei schlechter Ernährung auch von Parke an Hydra beobachtet.

Da in allen diesen und ähnlichen Fällen die Leistung keine solche ist, die Kompliziertes positiv aufbaut, sondern nur eine solche, die zerstört, so ist nur eine einfache, gleichmässig verteilte Potenz zu eben dieser Destruktion zu Grunde zu legen; im übrigen wird von Destruktionen später unter anderem Gesichtspunkte die Rede sein.

c) Aktivierung gehemmter Potenzen.

Auch wo sekundär regulatorisches Geschehen sich nur darin äussert, dass gewisse sistiert gewesene Differenzierungsprozesse kompensatorisch weitergehen, sind für das Regulationsgeschehen als solches keine besonders gearteten Potenzverhältnisse anzunehmen.

Solcher Fälle, in denen eine kompensatorische Hypertrophie, mit Differenzierung verbunden, direkt im Dienste benötigter Restitutionen steht, kennen wir zur Zeit zwei: nach Przibram (2) gestaltet sich bei *Alpheus* die einfacher organisierte kleinere Schere zur komplizierteren grossen um, wenn letztere abgeschnitten war, (an ihrer Stelle tritt dann die kleinere regenerativ neu auf), und nach Zeleny wird der abgeschnittene funktionierende Kiemendeckel des Anneliden *Hydroides* durch Weiterentwicklung des für gewöhnlich rudimentär bleibenden kompensatorisch ersetzt.

d) Äquipotentielle Systeme mit komplexen Potenzen.

In meinen „Organischen Regulationen“ ist dieser Begriff erschöpfend aufgestellt und definiert worden: ich nenne äquipotentielle Systeme mit komplexen Potenzen solche Systeme, die von jedem ihrer Elemente aus gleichermassen eine Geschehensfolge, also etwas Komplexes, inscenieren können.

Die Keimdrüsen und viele embryonale Organe stellen normalerweise solche Systeme dar, aber auch sekundär regulatorisch spielen sie eine grosse Rolle: es mag nur an das Cambium der Phanerogamen erinnert sein.

In allen Fällen, wo regulatorisch echte Adventivbindung, d. h. nicht am Entnahmeorte selbst geschehende komplexe Restitution statt hat, finden wir bei Tieren unsere Systeme vor: die Iris des Tritonauges, über deren restitutive Lieferung einer neuen Linse neue, die alten Angaben Wolffs (I.) in allem wesentlichen bestätigende Arbeiten von Fischel und von ihm selbst (1) vorliegen, gehört hierher; zwar ist nach Wolff nur sie, nicht, wie Fischel meinte, der ganze differenzierte Augenbecher hier das komplexe äquipotentielle System¹⁾; aber dass es sich wahrhaft um Äquipotentialität handelt, wird dadurch bewiesen, dass Fischel (1) nicht nur die Bildung mehrerer Linsen beobachtete, sondern auch an beliebigem Ort der Iris, durch mit der Linsenextraktion verbundene Verletzung, die restitutive Linsenbildung hervorrufen konnte.

Auch in anderen, üblicherweise als Regeneration bezeichneten Restitutionsgeschehnissen sehen wir besser Adventivleistungen auf komplex-äquipotentieller Basis: so giebt v. Wagner für Lumbriculus an²⁾, dass das Hirn in einer gewissen Entfernung von der Wundfläche von der wuchernden Epidermis aus restitativ ersetzt werde; wir haben uns also die Elemente dieser Epidermis, mindestens in der Vorderhälfte des Wurmkörpers, gleichermassen mit komplexen Potenzen für diese Adventivleistung ausgestattet zu denken. —

Die echten Regenerationsvorgänge sind in meinem oben genannten Buche einer eingehenden analytischen Behandlung unterzogen worden, mit dem Resultate, dass auch hier komplexe Potenzen stets als Grundlage der Geschehnisse anzunehmen sind.

Nur das allerwichtigste meiner „analytischen Theorie der Regeneration“ kann hier im Auszug mitgeteilt werden:

Nachdem einleitend darauf hingewiesen ist, dass in den vorliegenden zahlreichen Fällen von Regeneration ebenso oft „Gleiches“ wie „Ungleiches“ vom Regenerationsstamm produziert werde, dass meist sogar gerade die Herstellung von dem Vorhandenen Ungleichem das eigentliche Ziel der Regeneration sei, werden einige neue analytische

¹⁾ Neuerdings tritt Fischel (3) wieder energisch für Äquipotentialität des ganzen Augenbechers ein, wobei er sogar eine Verwandlung fertiger Nervenzellen in Linsenfasern für möglich hält. Für letzteren Vorgang, der nur als durch Reduktionen, wie die Vorgänge bei *Clavellina*, vermittelt gedacht werden kann, müssten doch wohl einwandfreiere Stützen beigebracht werden; Äquipotentialität des ganzen Augenbechers wäre aber auch wohl anders deutbar. (Indifferente Zellen.)

²⁾ Janda bestätigte diese und andere Angaben v. Wagners jüngst im allgemeinen für *Rhynchelmis*.

Begriffe eingeführt: der Regenerationsvorgang wird in Anlage und Ausgestaltung gesondert.

Erstere, die Anlage, ist höchstwahrscheinlich, mag sie auch nicht durchaus, d. h. in ihren sämtlichen Konstituenten, äquipotentiell sein, doch äquipotentiell in ihren Einzelabschnitten, ebenso wie die Echinidengastrula nicht durchaus, wohl aber jeweils in Ekto-, Meso- und Entoderm äquipotentiell ist.

Harmonische Äquipotentialität ist es, um die es sich bei Ausgestaltung der Anlage handelt. Neue Versuche, also Operationsversuche an Regenerationsanlagen, werden zum Beweise des Vermuteten gefordert.

Die Potenzen, welche der Lieferung der Anlagen zu Grunde liegen, sind aber keine harmonischen, sondern sind komplexe Potenzen: eben die Zellen des die Anlage liefernden Querschnittes besitzen dieselben, und da der Querschnitt beliebig war, ziehen sich durch den regenerationsfähigen Tierkörper oder das Tierorgan hindurch Systeme solcher komplexen Potenzen.

Für diese Systeme wird nun angenommen, dass sie äquipotentiell seien. Freilich könnte man jemandem, der ihre Inäquipotentialität behaupten wollte, nichts Sicheres erwidern: es möchte ja auch sein, dass potentiell von einem beliebigen Querschnitt nur eine Leistung, nämlich nur die Lieferung des gerade Fehlenden, zu geschehen vermöchte.

Aber bei Annahme der Äquipotentialität der Querschnittspotenzen wird wohl alles einfacher. Freilich müssen hier neue analytische Begriffe einsetzen, der Begriff der Beendigung der Regeneration und der Begriff der Regenerationsetappe, wenigstens sobald es sich um die regenerative Restitution komplizierter, aus mehreren, hintereinander in einer Achse liegenden Teilen bestehender Bildungen handelt. Manche Fälle unvollkommener Regeneration, zumal bei Anneliden, und manche Beobachtungen über eine successive Fertigstellung von Regeneraten (Krebsantennen — Herbst (I. 2), Skelet des Amphibienfusses — Tornier (2), Arthropodenfuss — Godelmann, Bordage u. a.) machen in der That die Existenz solcher Etappenregenerationen wahrscheinlich. Ja, es scheint überhaupt, als gingen restitutive Regenerationsprozesse immer mit Bildung des Terminalabschnittes des zu regenerierenden Teiles voran (King (1) — Asterias; viele Beobachtungen an Anneliden, z. B. von Janda; eigene Beobachtungen (11) an Clavellina).

Die Sistierung der etappenmässigen Regeneration würde jedesmal dann erfolgen, wenn der normale Anschluss erreicht ist, d. h. wenn die-

jenige Teilbildung zur Anlage und Ausgestaltung an die Reihe käme, welche noch da ist, also gar keiner Restitution bedarf.

Mit diesem Schema wären also äquipotentielle Systeme mit komplexen Potenzen die Urgrundlage regenerativen Geschehens, ebenso wie sie die Grundlage adventiven Geschehens, also etwa der Restitution der Hirnbildung bei Anneliden (v. Wagner), sind. Es ist klar, dass die gegenteilige Ansicht, wenn schon sie die grundlegenden Systeme inäquipotentiell sein lässt, doch auf ihre komplexe Natur nicht verzichten kann.

Soviel, oder sowenig, über die Grundzüge unserer Ansichten über Regeneration. —

Sollen die neuesten der Ermittlungen über regenerative Verläufe diesem Schema besonders eingereiht werden, so sei zunächst der Frage, ob immer nur „Gleiches“ aus „Gleichem“ entstehen könnte, gedacht:

Wendelstadt fand, in Bestätigung älterer Befunde von Philippeaux und Fraisse (1), dass beim Axolotl Knochen, welche für sich allein total exstirpiert waren, sich nicht ersetzen; dieser Fall galt von jeher für besonders „beweisend“ dafür, dass Gewebe nur ihresgleichen zu regenerieren vermögen¹⁾. Wenn aber nach Przibram (2) der Kelch der Crinoiden die ganze Scheibe, wenn nach jüngst veröffentlichten Untersuchungen von mir (11) der Eingeweidesack der Clavellina den ganzen Kiemenkorb und umgekehrt regenerativ zu ersetzen vermag, wenn nach King (1) die Unterseite der Arme von Asterias die ganze Oberseite Neubilden kann, so kann jener Satz „Gleiches von Gleichem“ doch offenbar keine Spur einer einigermaßen tieferen Bedeutung beanspruchen²⁾; auch der Morgansche Befund (23), dass die Regeneration der Fischflossen nur nach Verletzung von Flossenstrahlen, nicht aber bei Längswunden eintritt, erscheint solchen Daten gegenüber lediglich als Spezialfall. Dass der Satz „Gleiches von Gleichem“ nicht einmal für die sog. „Keimblätter“ durchaus stichhaltig ist, zeigten endlich definitiv von Wagner und, mittelst eines sinnreichen Doppel-experimentes, Kroeber für den Vorderdarm der Anneliden, der, wenigstens soweit der „Pharynx“ in Betracht kommt, ontogenetisch ektodermal,

¹⁾ In diesem Zusammenhang mag erwähnt sein, dass nach Peebles (1) und Hazen (2) die Individuen der aus mehreren Personenarten bestehenden Hydroidenkolonien (Hydractinia u. s. w.) stes ihresgleichen regenerieren.

²⁾ Von Interesse erscheint auch die Beobachtung Morgans (23), dass schwarz gebänderte Flossen des Goldfisches mit genau derselben Zeichnung regeneriert werden, auch wenn der operative Querschnitt jede Spur des schwarzen Pigmentes entfernte.

regenerativ aber entodermal entsteht¹⁾; auch bei der Actinie *Sagartia* wird nach Hazen (3) der ektodermale Ösophagus entodermal regeneriert. Für den Regenwurm fand Rabes bei seinen Pfropfversuchen, dass der Ersatz eines fehlenden Stückes des Nervensystems vom alten Bauchmark geleistet ward, wenn es klein, von der Hypodermis aber, wenn es gross war.

Im übrigen sind wirklich analytisch streng durchgeführte Regenerationsuntersuchungen ein grosses Desiderat: Morgans (8, 23) Arbeiten über den Fischeschwanz (s. o. pag.) haben mehr Interesse wegen Aufhellung der bei der Regeneration beteiligten regulativen Wachstumsausgleichsprozesse als wegen dieser selbst; bei *Planaria* fand derselbe Forscher (16), dass, falls sie sich überhaupt regenerativ restituiert (s. o. pag.), vordere Partien mehr nach hinten und weniger nach vorn, hintere mehr nach vorn und weniger nach hinten regenerieren, ein Befund, aus dem man zur Zeit nach Belieben auf äquipotentielle oder auf inäquipotentielle komplexe Systeme als Grundlage des ganzen Geschehens schliessen kann. Dass sehr weit vordere Partien der *Planaria* doch die Genitalien regenerieren können, erscheint von Bedeutung.

Auf botanischem Gebiete ist im Anschluss an frühere Angaben von Hildebrand, eine echte Regeneration der Blattspreite von Cyklamen vom Blattstiel aus von H. Winkler (5) und Goebel beobachtet worden, wodurch die wenigen Fälle wahrer Regeneration bei Pflanzen (Wurzelspitze, Vegetationspunkt von Prothallien) etwas weniger isoliert stehen.

Unter Hinweis auf meine organischen Regenerationen, sowie auf Barfurths Referate mag hiermit dieser kurze Abschnitt über die den sekundären Regulationen zu Grunde liegenden Potenzen beschlossen sein *).

3. Zur Charakteristik der verschiedenen Arten von Formbildungssystemen.

Wenn es sich, wie so oft bei Pflanzen, um morphologische Gestaltungen handelt, die regulatorische Anpassungen an Faktoren der Aussenwelt sind, dann können mit Fug und Recht die diesen Anpassungsgeschehnissen zu Grunde liegenden Potenzen als einfache bezeichnet werden; das System, das sie trägt, ist in diesen Fällen meist äquipotential, aber diese Äquipotentialität bedarf weiter keines Zusatzes.

¹⁾ Mit v. Wagners Befund deckt sich auch die neueste, von G. Winkler gemachte Angabe für *Rhynchelmis* (eigentliche Mundhöhle regenerativ ektodermal, Pharynx entodermal), doch soll bei dieser Form das regenerative dem ontogenetischen Verhalten entsprechen.

²⁾ Die sogenannte „atavistische“ Regeneration, deren angebliche Fälle neuerdings wieder von E. Schultz (4) zusammengestellt sind, halte ich nach wie vor für höchst problematisch. Das meiste davon beruht offenbar auf Hemmungen. Näheres bei Herbst (2. pag. 280 f.).

Anders, wenn eigentliche Differenzierung, wenn die Ausgestaltung kombinierter Mannigfaltigkeiten an Systemen in Frage steht.

Mag es sich um einfache rein fortschreitende (ontogenetische) Ausgestaltung oder mag es sich um Restitutionen von Störungen, um sekundäre Regulationen, handeln, in beiden Fällen ist klar, dass im wesentlichen zwei Wege möglich sind, auf denen das Ziel, das gesetzt ist, erreicht werden kann: entweder beteiligt sich die Gesamtheit des Vorhandenen, oder wenigstens ein grosser Teil dieser Gesamtheit, in Gemeinschaft an den zur Entwicklung oder Restituierung notwendigen Leistungen oder einem bestimmten Bestandteil der Gesamtheit wird die zu diesem Zwecke notwendige Leistung aufgebürdet. Beide Wege nun sind realisiert, ihnen eben entsprechen die beiden grossen Klassen von Differenzierungssystemen, die wir in Beispielen besprochen haben und über die wir hier noch einiges Analytische beifügen wollen:

Harmonisch-äquipotentielle Systeme sind die Grundlage der Differenzierungs- oder Restitutionsleistung einer Gemeinschaft; nur das Experiment, das im Restitutionsfalle ohne weiteres das Geschehen in seiner jedesmal spezifischen Art setzte, das im reinen Entwicklungsfalle die absoluten Lokalitäten desselben veränderte, gestattet, den harmonischen Charakter des Geschehens selbst und seiner Grundlage, der Systeme, aufzudecken. Wie oft von mir ausgeführt, scheint es auf den ersten Blick, als genüge es, auf Grund der durch das Experiment aufgedeckten Mannigfaltigkeit der möglichen Leistungen der Systemelemente, ihnen nur eben eine Potenzmannigfaltigkeit, anders gesagt, eine „mehrdeutige“ Potenz¹⁾ in einfacher Weise zuzuschreiben, aber darum, weil alles Einzelgeschehen an unseren Systemen zu einander in auf das Ganze gerichteten Beziehungen steht, genügt das nicht: das Wort harmonisch ist unumgänglich zur Charakterisierung. Im übrigen kann das in meinen theoretischen Schriften und auch schon im vorigen Referat über das Geschehen an harmonisch-äquipotentiellen Systemen und über seine Eigengesetzlichkeit („Autonomie“) Gesagte hier nicht wiederholt werden. „Nur auf Basis einer gegebenen komplizierten Struktur, einer Maschinerie, könnte dieses Geschehen physico-chemisch verstanden werden, aber eben eine solche Struktur wird durch die Versuche ausgeschlossen“, so lautet in Kürze der Beweis jener Autonomie,

¹⁾ Darauf, dass die in Frage stehende Potenz „indeterminiert“ höchstens im impliciten Sinne sei, dass aber der Kennzeichnung des Geschehens selbst stets explizite Potenzen zu Grunde zu legen seien, habe ich in einer jüngst veröffentlichten Arbeit (10) ausdrücklich hingewiesen. Meine eine Formulierung [I. 84] des Geschehens an harmonisch-äquipotentiellen Systemen habe ich auf Grund dieser Einsicht modifiziert.

der in meinen „Organischen Regulationen“ nochmals in einer Missverständnisse wohl ausschliessenden Form geführt ward.

Die Angriffe Bütschlis (2) auf meinen Gedankengang habe ich bereits im Anhang zu meinem Berliner Vortrag (6) und später noch eingehender (9) zurückgewiesen. Ich sagte, dass seine anorganischen Analogien (Flüssigkeitstropfen, sich gliedernder Flüssigkeitscylinder, Krystalle) teils die eigentlich wesentlichen Kennzeichen der organischen Formen (typisch spezifisches, nach den 3 Hauptrichtungen des Raumes verschiedenes Geordnetsein) nicht besitzen, teils trotz ihrer minderen Kompliziertheit schon selbst nicht in Strenge chemisch-physikalisch auffassbar sind (Krystalle). — Rhumbler hat auf dem Berliner Kongress¹⁾ die interessanten von ihm aufgefundenen Strukturverhältnisse in getrocknetem Eiweiss (3) gegen mich ins Feld geführt: die „Spirale“ seiner „Schollen“ sei auch stets der Schollenform proportional. Mich dünkt, seine Schollen mitsamt der Spirale könnten doch höchstens Zellen mit ihrem Kern analogienhafterweise verglichen werden. Gegen mich würden Rhumblers Befunde erst dann sprechen, wenn er von einer grossen und einer kleinen Eiweissplatte dieselbe Totalkonfiguration von Schollen und Spiralen, nur in den absoluten Massen verschieden, geliefert bekäme. Aber dazu dürfte schwerlich Aussicht sein.

Es würden an dieser Stelle diese wenigen Worte der Verteidigung meines Standpunktes, bei einem Hinweis auf meine jüngst erschienene polemische Schrift (9), genügen, wenn nicht gewisse Äusserungen in einer vor kurzem herausgekommenen Arbeit Boveris (4) mich gewissermassen zu einem Nachtrag zu jenen Darlegungen zwingen:

Boveri thut im Grunde nichts anderes, als dass er den von ihm geteilten Standpunkte meiner „Analytischen Theorie“ (1894. I. 19) gegen mich ins Feld führt, den ich seit geraumer Zeit als unzureichend aufgegeben habe. Er übersieht dabei die Gründe, die mich zur Aufgabe eben dieses Standpunktes zwangen (so auch zumal Driesch 7) durchaus, und so kommt es, dass er den eigentlich wesentlichen Punkt meines zur Annahme einer Autonomie des Geschehens führenden Gedankenganges gar nicht berührt, geschweige denn widerlegt: Wenn ein gegebenes System sich differenziert, so sagte ich, vermöchten wir diese

¹⁾ Die Polemik Roux' gegen meinen Vortrag, wie sie auf p. 444 des Kongressberichtes gedruckt ist, entspricht in Wesentlichem nicht dem Gesprochenen. — Es sollten, wenn anders man überhaupt eine nachträgliche Änderung gesprochenen Polemik zulassen will, die betreffenden Korrekturen den Vortragenden zugestellt werden, da deren Erwiderung sonst dem Nichtorientierten einen seltsamen Eindruck machen muss.

Differenzierung physico-chemisch nur zu verstehen bei der Annahme, dass dieses System, so wie es da ist, als einheitliche Totalität eine komplizierte Maschine repräsentiere, deren Tektonik zur Tektonik des Resultats in durchgreifender Relation steht; eben solche Maschine sei aber wegen der Entnahme- und Verlagerungsversuche unmöglich. Ist es nun einerseits nicht gerade sachgemäss, wenn Boveri zur Bekämpfung dieser Schlussfolgerung stets auf den Echinidenkeim exemplifiziert, dessen nicht strikte Äquipotentialität gerade ich selbst (3) als erster nachwies, dass er sich aber um die bei diesem Keime um die Achse herum trotz allem bestehenbleibende Gleichvermöglichkeit, namentlich aber um die Versuche an den Erhinodermenkeimblättern, an Tubularia, Clavellina, Planaria, Stentor u. a. gar nicht kümmert, so scheint mir andererseits Boveri durch Bezugnahme auf seine neuen wichtigen Versuchsergebnisse, von denen wir noch zu reden haben werden (pag. 870), Dinge in die Diskussion zu tragen, die gar nichts mit ihr zu thun haben: dass jede Zelle für sich ein kleines Maschinchchen ist, das glaubte man doch seit langem und für diese Einsicht ist die Gleichheit oder Ungleichheit der Chromosomen gänzlich irrelevant. In derjenigen fiktiven Maschine, die meinem Gedankengang zu Grunde liegt, spielen jene Maschinchchen aber die Rolle von Bausteinen, von Elementen. Sie mögen noch so kompliziert sein, die für mechanistische Betrachtung postulierte komplizierte Einheitsmaschine, die von der Totalität des Systems als solchem repräsentiert werden muss, wird damit nicht überflüssig. Aber eben sie ist wegen der Entnahme- und Verlagerungsversuche nicht möglich. — Auf meinen zweiten Beweis der Lebensautonomie ist Boveri gar nicht eingegangen; wäre er es, so würde sich herausgestellt haben, dass seine kleine Maschinchchen eben keine komplizierten Maschinen sein können, denn dann könnten sie sich nicht teilen. — Doch davon sogleich und später noch einmal. —

Systeme mit komplexen Systemen liegen in fast allen Fällen dem Formbildungsgeschehen dann zu Grunde, wenn dasselbe von nur einem Element oder doch einem nur kleinen Teil einer grösseren Gesamtheit ausgeht; wenigstens kann man hier von „Systemen“ reden, falls, wie im Realen stets, mehrere Elemente oder Teile zur Lieferung von Formausgangspunkten gleichermassen imstande sind. Bei allen echten Regenerationen und Adventivbildungen, aber auch bei der normalen Entwicklung als Totalität, die ja von den Keimdrüsen anhebt, ist das der Fall. Ob, wie wir hypothetisch auch für die Regeneration, dem ersten Augenschein entgegen, annahmen, diese Systeme den Namen

äquipotentiell verdienen oder nicht, das thut der komplexen Natur ihrer Potenzen keinen Eintrag. Eben in dieser Komplexheit ihrer Potenzen liegt das Problem, das diese Systeme bergen: sind sie doch einmal aus einem Elemente letzthin hervorgegangen, sodass also die Komplexheit aus einem auf viele übertragen sein muss. Hier liegen die Wurzeln für meinen zweiten Beweis der Autonomie von Lebenserscheinungen¹⁾, der eine dem ersten ganz ähnliche Form hat: „nur als Maschine wären komplexe Potenzen physico-chemisch vorstellbar; aber Maschinen bleiben nicht ganz, wenn sie sich teilen; wenigstens nicht nach drei Dimensionen typisch differente Maschinen, wie sie doch hier gefordert werden“.

Alles in allem genommen sagen also meine beiden Autonomiebeweise aus, dass die Potenzen, sowohl bei harmonischen wie bei komplexen Systemen, es sind, die eben nicht maschinenartig, nicht als „extensive Mannigfaltigkeiten“ vorgestellt werden dürfen. Der Potenzbegriff, der anfangs ein rein logischer war, wird damit zu einem realen elementaren Sondernaturbegriff. —

Die beiden im vorstehenden wieder kurz gekennzeichneten Systemcharakteristika können nun, wie ich kürzlich (12) eingehender zeigte, einander bisweilen in seltsamer Weise durchdringen: der etwa acht- oder sechzehnzellige Echinidenkeim ist ein gutes Beispiel dafür. Verlagert man seine Elemente (mit Ausnahme der Mikromeren! s. o. pag. 810) oder nimmt man ihm etwa $\frac{4}{16}$, sodass $\frac{12}{16}$ übrig bleiben, so sind die Leistungen der Einzelelemente offenbar andere als im Normalfalle; da doch stets das Normale herauskommt, kennzeichnet sich unser Keim als harmonisches Äquipotential-System. Aber wir können unter günstigen Umständen (s. o. pag. 809) auch alle acht oder sechzehn Zellen einzeln zur Ganzentwicklung bringen. Der Keim besteht also andererseits aus Elementen, deren jedes Formbildungsausgang werden kann, beim Vierkeim gilt das sogar stets in aller Strenge: der abgeforschte Keim ist also auch ein äquipotentielles System mit komplexen Potenzen.

Ich wies darauf hin, dass in gewissem Sinne auch der Tubularia-

¹⁾ Fischel (3. p. 98/9 Anm.) wirft mir in der theoretischen Verwertung des Phänomens der Linsenregeneration eine gewisse Inkonsequenz vor. Der Sachverhalt ist aber dieser: als ich nur meinen ersten Autonomiebeweis zur Verfügung hatte, bewies die Linsenregeneration nichts, da sie nicht unter die Erscheinungen fiel, von denen er handelte; sie war nur allgemein-teleologisch; durch meinen zweiten Beweis sind aber neue Autonomie-beweisende Denkmittel geschaffen worden, und jetzt „beweist“ auch die Linsenregeneration, denn sie subsumiert sich den neuen Begriffen: ein äquipotentielles System mit komplexen Potenzen ist ihre Grundlage.

stamm beide Potenzarten in sich vereint, wenigstens wenn man nicht auf die Zellen oder Querschnitte im strengsten Sinne, sondern auf Volumenteile bestimmter Grösse das Augenmerk richten: für eine beliebige Stammstrecke A—D kann unschwer, durch verschiedene Wahl der Operationsstelle die harmonische Äquipotentialität bewiesen werden, sie kann aber auch, durch Zergliederung in AB, BC, CD, gezwungen werden sich dreimal als Ganzes zu entwickeln. Doch ist diese Auffassung mehr schematisch und liesse sich wohl natürlicher durch eine solche ersetzen, welche nur auf die beiden Seiten der harmonischen Äquipotentialität Rücksicht nimmt, wovon oben (pag. 827) die Rede war.

Bessere Beispiele einer Potenzmischung bieten einige andere der oben zur Sprache gekommenen Beispiele, überhaupt wohl das meiste unter den Geschehnissen, die ich jüngst (11) als äquifinale Regulationen zusammengefasst habe. Ich nannte so Regulationsverläufe, die beiderseits der Species, nach derselben gesetzten Störung, auf verschiedenen Wegen dasselbe Ziel erreichen. Wenn nach Morgan (16) *Planaria lugubris* sich bei Nahrungsaufnahme regeneriert, bei Hunger jedoch durch Umlagerung und Umdifferenzierung restituiert, so zeigt sie eben das eine Mal komplexe, das andere mal harmonische Potenzen, und ähnlich verhielten sich nach meinen neuen Untersuchungen die sich bald regenerierenden, bald mittelst Reduktion und Wiederauffrischung restituierenden Kiemenkörbe der *Clavelina*, nur dass hier leider über die den Weg notwendig bestimmenden Bedingungen nichts auszumachen war. —

Weitere Ausführungen über die Theorie der harmonischen und komplexen Differenzierungssysteme eignen sich nicht für den beschränkten Rahmen dieser Darstellung; namentlich hinsichtlich der Formulierungen des Geschehens an der erstgenannten Systemart also muss der Leser auf meine Originaldarstellungen verwiesen sein sowie auf die neuerlich (10) veröffentlichte kleine Ergänzung zu denselben, durch welche nunmehr den beiden Seiten der harmonischen Äquipotentialität, welche oben (pag. 827) anlässlich eines Beispiels auch hier gestreift wurden, voll Genüge geleistet wird.

Es sei an dieser Stelle, als Abschluss unserer kurzen Betrachtungen, nur noch erwähnt, dass ich für jene in unseren beiden Systemarten sich geltend machenden seltsamen Potenzen, welche, wie erörtert, kein blosses Wort sind, aber maschinelle extensive Art der Veranschaulichung nicht zulassen, den alten aristotelischen Ausdruck der Entelechie in neuer, scharf definierter Bedeutung, als charakteristische Naturelementargrösse eingeführt habe.

V. Von den Mitteln der Formbildung.

Nach unseren allgemeinen Ausführungen über die „ursächlichen“ Faktoren der Formbildung (pag. 821 f.) sollen unter Mitteln derselben solche Faktoren verstanden werden, von denen Örtlichkeit und Qualität der Einzeleffekte nicht abhängig sind, die aber doch zum Zustandekommen dieser Effekte notwendig vorhanden sein müssen.

Auf allgemeine Schwierigkeiten und Dunkelheiten im Begriff des Mittels in diesem Sinne ward ebenfalls schon oben hingewiesen, es ward aber auch gesagt, dass alle diese Bedenklichkeiten weniger die Biologie im besonderen, als vielmehr die allgemeine Lehre des Geschehens überhaupt, also meinetwegen die Energetik, angehen.

Was heisst es denn, dass Wärme die Entwicklungsprozesse beschleunigt und von einem gewissen Temperaturgrade an praktisch überhaupt erst ermöglicht? Man sagt, Wärme sei eine „Energiequelle“. Was bedeutet dieses Wort „Quelle“, und warum muss gerade Wärme diese „Quelle“ sein und nicht das etwa auch zur Verfügung stehende Licht (strahlende Energie), das doch wieder in anderen Phänomenen z. B. bei der Assimilation der grünen Pflanzen diese „Quelle“ darstellt? Hier stehen wir vor den Fragen nach der Energiewandlung ihrer Qualität nach, und nach dem Begriff der „Auslösung“, zwei Probleme, die durch die beiden Hauptsätze der Energetik eben nicht gedeckt, nämlich noch gar nicht von ihnen betroffen werden.

Wendet man die Sachlage anders, so wird alles nicht viel heller: man kann den Wärmeabfluss aus der „Quelle“ und seine Wandlung in „Entwicklungsenergie“, um einen ohne weiteres verständlichen Kollektivbegriff, der keinen tieferen Sinn haben soll, anzuwenden, als notwendige Folge der Schaffung gewisser unkompensierter Intensitäten im Keim ansehen¹⁾; sind diese Intensitäten da, und ist Wärme da, so muss eben Entwicklung eintreten und zwar Entwicklung in eben dieser Weise, wie sie geschieht. Woran liegt es nun, dass sie eben in dieser Weise, ja dass sie bisweilen, nämlich in Regulationsfällen, anders geschieht. Hier werden im einzelnen offenbar anderswo und andere unkompensierte Intensitäten geschaffen. Wer schafft sie? Die „Mittel“ der Ontogenese doch offenbar nicht, sondern diese stehen nur, in allerdings notwendiger Weise, in ihrem Dienst.

¹⁾ Das Obige soll nur ein begriffliches Beispiel sein. Vielleicht kann man die Bedeutung der Wärme für die Entwicklung auch als katalytisch, d. h. als nur beschleunigend ansehen.

Diese Erwägungen sind in Hinsicht auf ein späteres Sonderkapitel dieses Abschnittes im Auge zu behalten.

Hier sollten sie nur dazu dienen, recht deutlich zu machen, dass in den „Mitteln“ der Ontogenese, namentlich in den energetischen Mitteln, Dinge studiert werden, die zu dem eigentlich wesentlich Kennzeichnenden alles Formgeschehens nur lose Beziehungen haben. Beim Studium dieser Mittel untersuchen wir im Grunde Geschehensverhältnisse, die ganz ebenso wohl bei anorganischen Phänomenen auftreten können, indem etwa chemische Umsetzungen ja auch häufig nur von einer gewissen Temperatur an geschehen und mit steigender Temperatur beschleunigt werden, Vorgänge, die wir hier ebensowenig verstehen wie dort.

Auch wo es sich um das Studium chemischer Mittel handelt, tritt die eigentliche Besonderheit des Lebensgeschehens meist nicht sehr hervor, immerhin wohl etwas mehr als im rein Energetischen: im übrigen wird hier stets zwischen aufbauendem und Betriebs-Stoffwechsel im Sinne Pfeffers noch zu scheiden sein, was ja auch im Gebiete reiner Ernährungsphysiologie geschieht oder wenigstens geschehen sollte, d. h. es wird wenigstens die Frage aufgeworfen werden müssen, ob chemische Mittel nur ihres Energiepotentials wegen oder ihrer Spezifität wegen notwendig sind; die allgemeinen Probleme der „Ernährung“ überhaupt sind natürlich nicht von der Entwicklungsphysiologie zu behandeln¹⁾.

Der Grund aber, weshalb ich alle diese Dinge hier so eingehend zur Sprache bringe, ist dieser, dass in stetig wachsendem Masse eine nicht geringe Zahl von Biologen sich einer Verwechselung der Begriffe „Mittel“ und „determinierender Faktoren“ schuldig macht. Man deckt, sei es thatsächlich oder nur hypothetisch, auf, dass irgend ein Faktor der Aussenwelt oder der inneren Umstände für irgend ein Geschehen notwendig sei und meint damit in den Grund der Spezifität dieses Geschehens einen Einblick gewonnen zu haben. Man sagt dann wohl kurzerhand, jener Faktor sei der Grundfaktor für die Spezifität des Geschehens, ohne zu prüfen, ob das denn überhaupt auch nur irgendwie möglich sei: In diesem Sinne scheint mir Rumbler den Wert physikalischer Mittel bisweilen überschätzt zu haben, und hat z. B. Morgan (19) eine „Spannungs“theorie der Formbildung aufgestellt, welche

¹⁾ So genügt es denn z. B. die wichtige Frage, ob Nahrungsstoffe als solche veratmet werden, oder erst, wenn sie in gewisser Weise umgeändert und so Bestandteile des Organismus geworden sind, hier gestreift zu haben. Vgl. Kassowitz [5. pag. 140 ff.].

meine Ansichten der autonomen Entelechie überflüssig machen soll: Aus differenten Spannungen der Körpergewebe erklären sich nach ihm alle Differenzierungen, alle Regulationen. Man fragt sich hier nur: wo kommen denn die Spannungen her? Ursprünglich sind sie doch sicherlich nicht da, sie treten erst mit dem regulativen Geschehen ein. Denn in welcher Art müssten sie da sein, wenn sie der Regulation wirklich als Grundlage vorangingen? Da die Regulationen so oftmals harmonisch, d. h. bei anderer Störung auch in ihren Einheiten von anderen Teilen, geleistet werden, für welche Einsicht wir ja gerade Morgan so wesentliche Beiträge verdanken, so müssten die differentesten „Spannungen“ gleichermassen in demselben Raumort konzentriert sein; eine Planaria wäre ihren regulatorischen „Spannungen“ nach ein aus lauter, in successiver Verrückung übereinander gelegten Planarienschemen bestehendes Gebilde!

Dadurch verflüchtigt sich aber der Begriff der Morganschen, als Urgrundlage der Formregulationen gegebenen „Spannung“ zu einem nicht mehr räumlich-ausgedehnt vorstellbaren Ding, nämlich zu meiner Entelechie¹⁾.

Die wirklich bei Regulationsgeschehen etwa vorhandenen Gewebesspannungen aber werden zu Mitteln der Differenzierung, die erst im Laufe der Ausgestaltung, in deren Dienst, aber von etwas anderem hervorgerufen, auftreten.

Im übrigen ist Morgans Standpunkt kürzlich von mir (9) kritisch beleuchtet worden. Dass seine Stellungnahme zu meinen Ansichten gerade an dieser Stelle und nicht im vorigen Kapitel besprochen ward, hat eben darin seinen Grund, dass dasjenige, was er positiv zu ihrem Ersatze bieten zu können glaubt, in letztem Grunde auf einer zu hohen Bewertung ontogenetischer Mittel beruht. —

Gewisslich hat der grosse Aufschwung der physikalischen Chemie biologischer Forschung grosse Dienste gethan, sie und die Physik der Aggregatzustände sind sicherlich noch zu weit mehr Verdiensten als bisher berufen: aber gerade weil das mit diesen Erborgungen aus dem

¹⁾ Auch wenn nach einer früheren Äusserung Morgans (4. pag. 207) die „Molekularstruktur“, z. B. an einem Hydrabruchstücke, dessen Entwicklung zu einer ganzen Hydra bedingt, indem sie es veranlasst, dass zunächst das Bruchstück als solches eine dem Ganzen entsprechende Intimstruktur annimmt, so ist demgegenüber nur zu sagen, dass gerade wegen der unbeschränkt variierbaren und stets zu harmonischer Lösung führenden Restitutionsversuche die „Struktur“ hier eben keine „Struktur“ sein kann. Wenigstens ist das dem Restitutionsgeschehen letzthin zu Grunde Liegende sicherlich keine Struktur, und die vielleicht wirklich vorhandene Struktur, die etwa von diesem Urgrund aus geschaffen wird — die ist wieder nicht der Urgrund selbst, sondern Mittel.

Anorganischen biologisch Geleistete teilweise wirklich sehr bedeutsam ist, ist auch in besonderem Grade die Warnung am Platz, nicht Dinge für die Hauptsache zu halten, die doch für die Lebensforschung immer nur Nebensachen sind, vor allen Dingen also nicht Spezifitätsfaktoren und „Mittel“ der Formbildung zu verwechseln.

Man wird hier vielleicht eine Stellungnahme zu neueren Ausführungen Vöchtings (2) vermissen; wir weisen ihrer Erörterung ganz absichtlich eine spätere Stelle an, um recht oft im Verlaufe dieses Aufsatzes Gelegenheit zu haben, an diejenigen Probleme, die wir für die wichtigsten im Bereiche der Lehre vom Leben halten, zu erinnern.

Gehen wir nunmehr zur Erörterung unserer positiven Einblicke in die Mittel der Formbildung über.

1. Von den äusseren Mitteln der Formbildung.

a) Energiequellen.

α) Licht.

Über die Frage der allgemeinen Abhängigkeit der Formbildung von Beleuchtung liegen neue Untersuchungen nicht vor.

Im besonderen fand Peebles (1), im Anschluss an ältere Untersuchungen von Loeb (I. 16), dass Endendrium in der That im Dunkeln fast stets keine neuen Hydranthen bildet; es entstehen an deren Stelle Stolonen. Ein verschiedener Einfluss differenter Lichtsorten konnte, entgegen Loeb, nicht aufgefunden werden. Bei Tubularia, Bougainvillia und Hydra erwies sich überhaupt das Vorhandensein oder Fehlen der Beleuchtung nicht als von Bedeutung.

β) Wärme.

Wie zu erwarten, leistete Hydra seine Restitutionen rascher mit erhöhter Temperatur (Peebles 1).

Wichtig für alles bisher über die Formbildung beschleunigende Wirkung der Wärme Ermittelte erscheint die Feststellung Galloways, dass die Wärme bei Amphibienkeimen nur die Geschwindigkeit der Wasseraufnahme, nicht aber das eigentliche Wachsen organischer Substanz, also den Stoffwechsel, beeinflusst. Durch Vergleich des totalen und des Trockengewichtes von in höherer und in niedriger Temperatur gleiche Zeit aufgewachsenen Keimen ward das festgestellt.

Die Thatsache der Beschleunigung der eigentlichen Differenzierung wird durch diesen Befund freilich nicht berührt, wie denn

überhaupt der verschieden hohe Differenzierungsgrad der in hoher und in niedriger Temperatur aufgezogenen Objekte von Galloway keine Berücksichtigung erfährt.

Wie Vernon (2) an Seeigelkeimen fand, nimmt sowohl die schädigende wie die fördernde Einwirkung von Temperatureinflüssen mit fortschreitender Entwicklung ab, zur Zeit der Befruchtung ist sie am grössten.

Nach O. Schultze (1) wird an Amphibienkeimen bei 0° nicht alle Entwicklung sistiert, sie wird nur sehr verlangsamt; überhaupt soll es hier keine wahre absolute Kälteruhe geben, sondern die Alternativen sind: Fortschritt der Entwicklung, sei er auch sehr langsam, oder Tod.

Es wird durch besonders darauf gerichtete Untersuchungen festzustellen sein, ob dieser Satz in Strenge, für welche Faktoren der Aussenwelt er sonst noch und für welche Entwicklungsstadien er gilt. Er möchte vielleicht nach eingetretenem Beginn der Entwicklung, also der Furchung, gelten, vor diesem aber nicht. Man denke an die Trockenruhe der Pflanzensamen. Im Hinblick auf die neuere Theorie der Katalyse und der chemischen Reaktionsgeschwindigkeit überhaupt ist das ganze Problem von höchster Bedeutung. (Hierher auch Loeb-Lewis.) Die Ermittlungen von Bachmetjew über den kritischen Punkt beim Gefrieren von Insekten werden hier zu berücksichtigen sein.

Dass im übrigen alle Ermittlungen über die Abhängigkeit der Geschwindigkeit der Formbildungsprozesse von Wärmezufuhr grosse Analogien zu chemischen Befunden darbieten, liegt ohne weiteres auf der Hand.

γ) Sauerstoff.

Die Versuche O. Schultzes (2) über das Sauerstoffbedürfnis des Amphibieneies sind, wie schon Loeb (I, 21) betonte, wegen der ungenügenden Abführung der Kohlensäure nicht einwandfrei; im übrigen bestätigen sie das bekannte¹⁾.

Einem sehr genauen, auch quantitativen Studium ist von Godlewsky die Bedeutung des Sauerstoffes für die Entwicklung des Froscheies unterzogen worden: eine Strecke weit verläuft nach Entfernung des Sauerstoffes noch die Furchung, da es nicht gelingt, denselben z. B. aus der Gallerte total zu entfernen, aber eine Verlangsamung tritt gleichwohl schon mit der ersten Furche ein. Verschiedene Individualität ist von grosser Bedeutung. Die Intensität der Atmung nimmt mit fort-

¹⁾ Hierher auch die Lackierungsversuche an Hühnereiern von Mitrophanow.

schreitender Entwicklung zu (s. auch Loeb I. 13), anfänglich ist sie sehr unabhängig vom Partialdruck des O, letzte Spuren werden noch ausgenutzt.

Nachträglich sei bemerkt, dass wir auch schon Bataillon (1896/97) eine quantitative Arbeit über das Sauerstoffbedürfnis des Amphibieneies verdanken. Seine Angaben wurden sowohl von Godlewsky wie von mir in meinem vorigen Referat übersehen¹⁾.

d) Osmotischer Druck.

Dass osmotisches Gleichgewicht zwischen den Körperflüssigkeiten des Organismus und dem Medium bei allen in Flüssigkeiten lebenden und sich entwickelnden Organismen bestehen muss, und dass Änderungen der äusseren osmotischen Verhältnisse Schädigungen oder aber vielleicht auch Regulationen hervorrufen, ist seit langem bekannt.

Wenigstens gilt das Gesagte, falls die Oberflächen der Organismen halbdurchlässig und nicht etwa absolut, d. h. auch für Wasser, undurchlässig sind.

Über den Anteil freilich, den osmotische Vorgänge an Entwicklungsphänomenen haben, ist Besonderes kaum bekannt, und die allgemeinen Einsichten, die wir besitzen, stammen meist aus älteren, im vorigen Referate erörterten Arbeiten von Loeb und Herbst.

Selbstredend spielen auch die Druckbeziehungen zwischen den Flüssigkeiten der Körperhöhlen und dem Zellinneren eine grosse, ja für die Entwicklungsphänomene wohl die grössere Rolle, und in diesem Sinne hat das Wachstum schon lange als Folge einer intracellulären osmotischen Drucksteigerung gegolten. In diesem Sinne könnte Osmose auch unter den inneren Mitteln nochmals aufgeführt werden, falls nicht die Summe des konkret Ermittelten gar zu dürftig wäre, und wenn nicht an jener Stelle dem Wachstum an und für sich ohnehin eine kurze Sonderbetrachtung gewidmet würde.

Bei allen mit Veränderungen der Salinität des Mediums angestellten Versuchen ist nie ganz genau zu eruieren, was chemischer und was osmotischer Effekt ist; es sollen hier nur solche Befunde zur Erörterung gelangen, bei denen rein osmotische Wirkungsarten am wahrscheinlichsten sind, sei es, weil der Effekt sich bei Verwendung anderer Chemikalien nicht ändert, oder aus anderen Gründen.

Loeb's (2, 5, 6, 8) grundlegende Versuche über künstliche Parthenogenese, die ja zum Teil durch Änderung der osmotischen Verhältnisse

¹⁾ Vgl. die im vorigen Referate genannte Arbeit von Bataillon; ferner [1] und die Reklamation Arch. Entw.-Mech. 12. 1901. pag. 302.

vermittelt worden sind, genügt es, in unserem von der Entwicklung selbst, nicht von ihrer Inszenierung handelnden Referat kurz zu nennen; dasselbe gilt naturgemäss in noch höherem Masse von seinen zahlreichen Nachfolgern, von denen daher auch viele nicht einmal im Litteraturverzeichnis genannt sind.

Die Arbeiten von Morgan (I. 18, II. 19) und Wilson (5), der erste in diesem Sinne ein Vorläufer, der letzte ein Nachfolger Loeb's, haben vorwiegend in cytologischer Hinsicht, in dieser allerdings ein sehr grosses Interesse.

Loeb giebt an, dass seine Objekte sich meist etwas langsamer als normal befruchtete entwickeln.

Eine Verlangsamung der Furchung erzielte durch Erhöhung der Konzentration des Mediums auch Bataillon (2) bei Eiern von *Ascaris* und der *Lamprote*; bei letzteren traten auch Furchungsanomalien auf. Ferner diente Erhöhung des äusseren osmotischen Druckes dem genannten Forscher zur Erzielung von Doppelbildungen.

Die Beeinflussung der Entwicklungsphänomene selbst durch Wasserentziehung war in den neuerdings von Bataillon (3) und Derjugin an Eiern von niederen Vertebraten, von Schimkewitsch an Cephalopodeneiern ausgeführten Versuchen ebensowenig eigentlich typisch oder spezifisch, wie in den früher (I.) von O. Hertwig, Gurwitsch u. a. ausgeführten Versuchen am Froschei und erreichte nicht die deutliche Analysierbarkeit der bekannten Lithiumversuche Herbst's.

Es handelt sich bei Bataillon um diffuse Störungen oder Hemmungen, zumal am Blastoporus und beim Schluss des Nervenrohrs seiner Amphibienembryonen. Die Wirkungsstärke der angewendeten Stoffe war dem Molekulargewicht und den isotonischen Koeffizienten proportional und von ihrem Chemismus durchaus unabhängig, in welchem letzterem Faktum sich eine wesentliche Abweichung von den früheren Salzversuchen von Herbst (I. 1) zeigt und die rein osmotische Natur der Wirkungen bewiesen wird. Nicht ganz reife Eier — ein etwas unbestimmter Ausdruck — sollen ganz ähnliche Störungen, wie durch Salze geschädigte, Partialfurchung, Kern- ohne Zellteilung u. s. w. zeigen, woraus auf die osmotische Grundlage der Reifungserscheinungen, unter Hinweis auf Loeb, geschlossen wird.

Auch in den Versuchen von Schimkewitsch spielen Hemmungen eine Rolle, daneben treten aber eine grosse Anzahl anderer Anomalien auf, die sich nicht wohl in Kürze darstellen lassen, sondern wegen welcher auf das Original verwiesen werden muss. Der Autor experimentierte mit Stoffen der verschiedensten chemischen Konstitution, und

es kann wohl als sehr wahrscheinlich gelten, dass viele der von ihm beobachteten Störungen geradezu Vergiftungserscheinungen, also chemische Effekte, sind. Bei der Behandlung mit LiCl stülpte sich die Otocyste aus anstatt ein; Schimkewitsch weist dabei auf die Analogie mit den Herbstschen Befunden hin, will aber gerade hierin eine rein osmotische Wirkung sehen, und wohl mit Recht; übrigens war bei Herbst die Erzielung von Aus- an Stelle von Einstülpung nicht die einzige durch Lithiumsalze erzielte Abänderung und gerade in den anderweitigen Wirkungen derselben zeigte sich der chemische Effekt der verwendeten Lösungen.

Sollen endlich gewisse Versuche von Rawitz in diesem Zusammenhang wenigstens genannt sein, so kann über sie nur gesagt werden, dass, wie schon Boveri hervorhob, ihre Absicht, der Nachweis von „Ephebogenesis“ nichts Neues ist, dass aber das von ihnen angeblich gebotene Neue (Ausstossung des Eikerns, Furchung ohne Kerne, Einwirkung des Samens auf das Ei) von einer solchen Art ist, dass es bis auf weiteres zu einem Referate ungeeignet erscheinen muss.

b. Chemische Mittel.

Im weitesten Sinne umfasst dieser Abschnitt das Problem der Ernährungsphysiologie der sich entwickelnden Form.

In diesem weitesten Sinne aber kann es wegen Mangels an Material hier nicht behandelt werden.

Von dem Moment an, in dem der sich entwickelnde Keim eine fressende Larve ist, könnte es scheinen, als gehöre seine Ernährung überhaupt nicht mehr der Formphysiologie, sondern der allgemeinen Physiologie der Ernährung an (s. o. pag. 844). Abgesehen davon aber, dass selbst dann, wenn man diesen Satz zugiebt, das Problem der Beziehung der einzelnen Nahrungsbestandteile zu den vor sich gehenden Differenzierungen noch durchaus ungelöst, ja sogar unberührt bliebe, muss der Satz selbst einem einigermaßen skeptischen Beurteiler als dogmatisch gelten, denn geprüft sind die Elementarfakta des Stoffwechsels sich ernähernder, in Differenzierung begriffener, tierischer Keime in keinem Falle, man sieht vielmehr als selbstverständlich an, dass alles für die Physiologie der Erwachsenen Geltende auch für sie zutreffen müsse.

Nur von einer Seite sind bisher die Probleme der Ernährungsphysiologie der Keime in diesem weitesten Sinne wenigstens in Angriff genommen worden, nämlich seitens Herbsts. Von seiner Arbeit über die Rolle der zur Entwicklung der Seeigellarven notwendigen an-

organischen Stoffe liegt zur Zeit wenigstens eine Übersicht (7) der wichtigsten Resultate vor, aus der bereits hervorgeht, dass diese Untersuchungen zahlreiche Ausblicke auch in weitere Gebiete, als es dem Titel nach scheinen könnte, eröffnen.

Das allgemeine Problem der Beziehung von Ernährung und Differenzierung im weitesten Sinne ist zwar auch von Herbst nur gestreift, aber doch wenigstens bewusst aufgestellt worden; sein besonderes Problem ist die Frage nach der Bedeutung der anorganischen Bestandteile des Mediums für den Eintritt der Differenzierungen, die dreiteilige Frage also: besteht überhaupt eine solche Bedeutung?, auf welchen Wegen vermag sie sich in Kraft zu setzen?, und in welcher Weise äussert sie sich?

Wir werden nun, den allgemeinsten Standpunkt, also das Ernährungsproblem des Keimes im weitesten Sinne verlassend, jenes von Herbst als erstem in Angriff genommene Sonderproblem behandeln, und nur an die Behandlung dieses Sonderproblems, wie es von ihm geschehen, gelegentlich allgemeinere Ausblicke anschliessen. Danach sollen gewisse Resultate Loeb's und endlich die Stellungnahme von Herbst zu ihnen erörtert werden.

Auf Ergebnisse der Ernährungsphysiologie des Erwachsenen haben wir hier nicht einzugehen, wir werden sie höchstens gelegentlich streifen; ja auch eine eingehende Berücksichtigung der Ermittlungen über die Bedeutung anorganischer Salze für das Leben des Erwachsenen könnte uns für unsere Zwecke nicht viel nützen und würde höchstens dazu dienen, die Sonderheit unserer Probleme, welche doch eben entwicklungs-physiologisch sind, in unliebsamer Weise zu verwischen.

Herbst hatte schon vor 5 Jahren (I. 13, 14) festgestellt, dass die Entwicklung des Eies von Echiniden gar nicht oder doch nicht vollständig verläuft, wenn dem Meerwasser eines der Elemente Na, K, Cl, S, Mg, Ca, vielleicht auch Fe fehlt; die genannten Stoffe ergaben sich damit, neben einem gewissen Grad von Alkalinität des Mediums, als für die Entwicklung notwendige. Er vervollständigte neuerdings (4) seine Angaben durch den Nachweis der Vertretbarkeit dieser notwendigen Stoffe durch andere; dabei stellte sich heraus, dass solche Vertretbarkeit nur in ziemlich engen Grenzen möglich ist: es kann K durch Rb oder Cs, SO_4 durch S_2O_3 , Cl durch Br vertreten werden; Befunde, die sich mit denen der botanischen Ernährungsphysiologie ungefähr decken.

Das Einzelne angehend, so kann auch SO_3 anstatt SO_4 verwendet werden, es wird dann die Entwicklung anfangs stark verlangsamt, da

SO_3 den Sauerstoff an sich reisst, um sich zu SO_4 zu vervollständigen; eben wegen dieser chemischen Bindung von SO_3 und O zu SO_4 , liegt aber in dem Ersatz von SO_4 durch SO_3 keine eigentliche Vertretung vor. Durch Se und Te ist S nicht vertretbar.

Der Ersatz von Cl durch Br genügt ausser für die Entwicklung der Echiniden auch meist für die Reparation der Köpfehen der Tubularia, für die Keime von *Labrax lupus* aber nur bis zum Eintritt freier Beweglichkeit; von da an sistiert Br eben diese sowie die Reflexerregbarkeit. J kann Cl nicht vertreten.

Das Optimum der Wirkung von Rb und Cs liegt tiefer als das von K, und zwar liegt für jene beiden Stoffe dieses Optimum für die verschiedenen einzelnen Entwicklungsvorgänge in verschiedener Höhe, sodass das Gesamtoptimum von K doch nie erreicht wird. — Ca ist nicht vertretbar.

„Die chemischen Prozesse, welche die Entwicklung begleiten, sind also in ganz bestimmter Weise beschränkt“ und nur in recht engen Grenzen, nicht etwa ganz allgemein regulierbar.

Der erste Teil unserer dreiteiligen Frage, ob überhaupt die anorganischen Salze des Mediums eine Bedeutung für die Differenzierungsphänomene haben, ist also bejahend und zwar in weitgehender Spezifikation entschieden.

Die zweite Frage, die nach dem Wege, auf dem sie Bedeutung erlangen, ist, wenigstens soweit solches überhaupt möglich ist, auch schon durch die bis 1901 publizierten Arbeiten von Herbst entschieden worden und zwar durch einen einfachen Schluss: Die als notwendig anerkannten Stoffe können, wenn wir von den erwähnten nur in bescheidenem Masse möglichen Vertretungen absehen, nicht durch isotonische Mengen anderer vertreten werden, sie werden daher vom Keim aufgenommen; das ist der Weg, auf dem sie ihre Bedeutung äussern können.

Über die dritte Frage, in welcher Weise die genannten Stoffe von Bedeutung sind, oder anders über ihre Rolle liegt ein wichtiger Beitrag, der nebenbei eine grosse experimentell-technische Bedeutung hat, ebenfalls schon in breiterer Form vor: Herbst (3) fand, dass Calcium nötig ist, um die Furchungszellen der Echiniden im Verbande zu halten. In kalkfreiem Wasser fallen die Blastomeren des (membranlos gemachten) Seeigelkeims auseinander; an Stelle einer Blastula erhält man gegen 1000 einzelne wimpernde Zellen. Auch an anderen Keimstadien und an erwachsenen Organismen gelang es, durch kalkfreies Seewasser den Zellenverband von Epithelien mehr oder weniger zu lockern, je

nachdem oberflächliche Membranen der Lockerung geringeren oder grösseren Widerstand entgegensetzten: Larven von *Polymnia* und *Ciona* sowie Tubularien wurden zum Versuche benutzt. Werden schon teilweise zerfallene Keime wieder in normales Seewasser gebracht, so wird weiterer Zerfall sofort sistiert und werden sogar schon etwas getrennte Zellen wieder zu festem Verband zusammengeführt.

Wodurch im einzelnen äussert sich nun dieser fundamentale Einfluss des Calciums auf den Bestand von Zellverbänden? Es ist klar, dass diese Frage im Prinzip bei jedem notwendigen Stoff resp. Ion wiederkehren muss, es ist leider andererseits klar, dass gerade ihrer Beantwortung stets die grössten Schwierigkeiten entgegen stehen.

Herbst lenkt die Aufmerksamkeit auf die extracelluläre feine Verbindungsmembran, welche alle Furchungszellen des Echinidenkeimes umgiebt und auf deren eventuelle Bedeutung für Versuche an isolierten Blastomeren auch Hammar schon früher (I.) und neuerdings wieder hingewiesen hat, wobei freilich hervorzuheben ist, dass sie bei solchen Versuchen doch höchstens, falls dieselben nicht rein mechanisch (durch Schütteln oder Zerschneiden) ausgeführt werden¹⁾, eine Bedeutung beanspruchen darf.

Jene Membran, denkt Herbst, benötige zu ihrem normalen Bestand des Calcium; ohne dieses sei sie nicht imstande, dem Bestreben der Einzelzellen nach Abrundung der Oberfläche genügenden Widerstand entgegenzusetzen: in der kalkfreien Mischung erscheint diese Membran in der That sehr undeutlich und nicht, wie sonst, nach aussen scharf abgegrenzt, woraus auf Herabsetzung ihrer Oberflächenspannung zu schliessen ist. Freilich für das Auseinanderrücken der Zellen wäre damit noch kein Grund gegeben, doch darf hier, was nicht auf Rechnung unausbleiblicher Erschütterungen kommt, wohl den bei den fortgesetzten Teilungen eintretenden Eigenbewegungen der Elemente aufgebürdet werden. Bei Eiern, welche nachträglich wieder in normales Wasser gebracht wurden, hätte man nun freilich erwarten sollen, die Verbindungsmembran wieder in aller Schärfe zu erblicken: das war in vollem Masse zwar nicht der Fall, gleichwohl darf die Annahme, dass das Ca unter anderem durch seine Wirkung auf die Verbindungsmembran

¹⁾ Zu solchen nicht rein mechanisch ausgeführten Versuchen würden also von älteren Experimenten meine Trennungen der Blastomeren durch Anwendung von Wärme und verdünntem Seewasser gehören; in letzter Instanz würden wohl alle Trennungsmittel der Blastomeren ähnlich, nämlich eben durch Affektion jener Membran wirken, mögen sie einander auch scheinbar entgegengesetzt sein; wie ja denn z. B. Bataillon (2) gerade durch Erhöhung der Konzentration des Mediums Doppelbildungen erzielte.

den Zusammenhalt der Zellen bedingt, wohl im wesentlichen als begründet gelten. Was daneben noch in Frage kommen mag, wird im Verfolg unserer Darstellung bald zur Erörterung gelangen. —

In seiner, in vorläufiger Übersicht mitgeteilten Arbeit (7) hat nun Herbst für alle als notwendig erkannten Stoffe, oder vielmehr, der Wendung moderner physikalischen Chemie folgend, Ionen¹⁾, die Rolle in derselben für das Calcium skizzierten Weise festzulegen versucht:

Durch Studium von Ausfallserscheinungen wurde diese Rolle allemal festgestellt. Obwohl es bei solchem Vorgehen ohne weiteres klar ist, dass eigentlich direkte Wirkungen der in Betracht kommenden Stoffe von indirekten schwer, wenn überhaupt, trennbar sind, so ist doch ein anderer Weg der Untersuchung nicht wohl gangbar, und bietet der betretene jedenfalls Gewähr, dass auf ihm auch die unmittelbaren Ausfälle zur Beobachtung gelangen.

Alle in Hinsicht ihrer entwicklungsphysiologischen Rolle untersuchten Stoffe zerfallen zunächst in zwei grosse Gruppen unter dem Gesichtspunkte, dass sie bereits von Anfang oder erst von einem bestimmten Entwicklungsstadium an als notwendig erscheinen: so werden allgemeine Mittel (Cl. OH. Na. K. Ca.) und besondere Mittel (SO₄. CO₃. Mg.) unterschieden. Die Darstellung beginnt mit Erörterung der ersten Klasse.

Ohne Cl geht nicht einmal die Furchung zu Ende; auch spätere Entwicklungsstadien zeigen, in Wasser ohne Cl gebracht, ausnahmslos Störungen. Wie das Cl wirkt, ist nicht festzustellen, vielleicht ist es nur an einen einzigen, aber fundamentalen Prozess beteiligt.

Dass OH-Ionen, also eine gewisse Alkalinität des Mediums zur normalen Entwicklung notwendig sei, war in besonderer Arbeit (I. 14.) von Herbst hervorgehoben worden; Loebs Befunde (I. 19.) über die beschleunigende Wirkung²⁾ einer Erhöhung der Meerwasseralkalinität harmonierten damit gut. Je nach dem Grade doch noch vorhandener Alkalinität wird in OH-armen Lösungen noch eben die Blastula oder nicht einmal diese erreicht. Trotz dieses „allgemeinen“ Charakters seiner Bedeutung ist nun aber OH für verschiedene Prozesse doch in ver-

¹⁾ Herbst braucht das Wort Ion nicht in eigentlich spezifizierter Bedeutung. Es soll also mit seiner Verwendung nicht ohne weiteres ausgemacht sein, dass nur „freie Ionen“ in Betracht kommen, nicht aber unzerlegte „Moleküle“. Das Wort Ion soll also nur soviel wie „Atomgruppe“ bedeuten.

²⁾ Eine entsprechende Wirkung findet neuerdings Lyon bei sehr schwachem KCN-Zusatz; diese soll sich nicht etwa auf gesteigerte Alkalinität zurückführen lassen. — Im übrigen kann hier auf die Frage nach der allgemeinen Bedeutung der KCN-Wirkungen nicht eingegangen werden (vgl. Loeb-Lewis und Lyon).

schiedenem Grade von Bedeutung: vor allem wichtig ist es für die Befruchtung, die nur von einer bestimmten Alkalinität an vollziehbar ist; sodann kommt es in Betracht für die Form der Larven; bei wenig OH werden sie faltig, erreichen auch nicht ihre normale Grösse¹⁾; drittens ist OH von wesentlicher Bedeutung für die Wimperbewegung: dass erloschene Wimperbewegung durch Alkalien neu angefacht werden kann, ist bekannt; hier wird gezeigt, dass sie von einem gewissen Grad der Alkalinität an überhaupt erst möglich ist. — In Bezug auf die Frage, wie denn der entwicklungsphysiologische Einfluss von OH auffassbar sei, konnte durch Lösung eines Indikators konstatiert werden, dass es sich nicht etwa um Neutralisierung einer im Entwicklungsverlauf produzierten stärkeren Säure handelt; im Anschluss an Loeb nimmt Herbst eine Steigerung der Oxydationsprozesse als Grundlage der Bedeutung des OH-Ions an, daneben mögen manche etwa in Betracht kommende enzymatische Wirkungen durch sie gesteigert resp. ermöglicht werden.

Aus später ersichtlichen Gründen soll die Erörterung der Rolle des Ions Na auf eine andere Stelle verschoben sein.

Kalium ist bereits für die Furchung unbedingt nötig; später in kaliumfreie Lösung gebrachte Keime zeigen seine Bedeutung für Wachstumsprozesse und zwar sowohl im allgemeinen wie zumal hinsichtlich des Darmes. Auch aus der Botanik ist entsprechend eine Ansammlung von Kalium in wachsenden Organen bekannt. Da nun sowohl bei Pflanzen wie bei Tieren (Loeb (I, 2), Herbst (I, 3), Davenport (I, 3), Wachstum von Wasseraufnahme abhängig ist, ergibt sich ein Einfluss des Kaliums auf diese. Besonders wichtig in dieser Hinsicht erscheinen die Befunde Loeb's²⁾, dass Gastrocnemien des Frosches in einer KCl-Lösung 45,7%, in einer NaCl-Lösung dagegen nur 6% ihres Gewichtes an Wasser aufnehmen. Auch die Wimperbewegung ist vom K-Gehalt des Mediums in Abhängigkeit; da ihre Abhängigkeit vom Wassergehalt der Gewebe durch Engelmann³⁾ bekannt ist, war diese Abhängigkeit zu erwarten. Auch für die Kontraktionen kleiner Medusen ward, in Übereinstimmung mit Ergebnissen der Herzphysiologie, die Notwendigkeit kleiner³⁾ Mengen Kalium festge-

1) Wie weit bei diesen mit dem osmotischen Druck zusammenhängenden Wirkungen etwa der Effekt von OH mit dem von CO₂ kombiniert erscheint, will Herbst durch neue Untersuchungen entscheiden.

2) Die in engerem Sinne physiologische Litteratur findet sich meist nicht im Schriftenverzeichnis dieses Aufsatzes. — In diesem wie in ähnlichen Fällen ist die Originallitteratur in Herbsts Arbeit nachzulesen.

3) In grösseren wirkt es hier giftig.

stellt. — Wie sich im letzten Gewebe die Wirkung des Kaliums äussert, muss zur Zeit dahingestellt bleiben.

Über einen Teil der Bedeutung des Calciums ist schon oben geredet: es ist von Anfang an für normale Entwicklung nötig, zwar nicht für die Furchung als solche, aber für den Zusammenhang der Blastomeren wie aller Epithelien (nicht Muskeln). Die Trennung der Zellen im Ca-freien Medium ist reversibel, falls wenigstens punktuelle Berührung statthat. Neben jener schon diskutierten vermuteten Wirkung auf die Verbindungsmembran der Furchungsstadien, glaubt nun Herbst jetzt noch eine andere Bedeutung, die bei der Rolle des Ca für den Zellzusammenhalt in Betracht komme, wahrscheinlich machen zu können: das vorliegende Phänomen bietet ihm Analogien zur Faserstoffgerinnung (Sabattini¹⁾ u. a.); danach läge in der Trennung und dem Wiederezusammengehen der Zellen in Ca-freier und Ca-haltiger Lösung ein reversibler Koagulationsvorgang vor. Auch das Phänomen der Klärung trüber Lösungen wird herangezogen, kurz, das ganze Problem wird auf physikalischen Boden gestellt. — Dass Ca für die Bildung des Skelets der Seeigellarven notwendig ist, ist selbstverständlich; seine an Obelia, Amphioxus u. a. neu festgestellte Bedeutung für Muskelkontraktionen kannte im allgemeinen schon Ringer; für die Wimperbewegung aber ist im Gegensatz zum Kalium das Calcium unnötig. Die karyokinetischen Prozesse verlaufen ohne Ca ungestört, was, wie Herbst nebenbei bemerkt, ihrer angeblich muskulösen Natur nicht gerade das Wort redet.

Mit der Betrachtung der Rolle des Ions SO_4 beginnt die Erörterung derjenigen Stoffe, welche sich nicht von allem Anfang der Entwicklung an als notwendig erwiesen. Hier ist es in der That zweifellos das Ion als solches, um dessen Notwendigkeit es sich handelt; seine Bedeutung ist ebenso wichtig und deutlich wie mannigfaltig: Nur bei Asterias, nicht bei Echiniden, bleiben ohne SO_4 die Larven klein und faltig; mangelnder osmotischer Druck ist die Ursache davon. Der Darm bleibt ohne SO_4 bei allen untersuchten Formen meist sehr klein, wird er etwas grösser, so tritt doch seine Gliederung nicht ein; oftmals ragt er nach aussen. Die Pigmentbildung wird in schwefelfreiem Wasser total unterdrückt, kann jedoch bei nicht zu langem Aufenthalt in ihm später in normalem Seewasser normal auftreten. Das Skelet bildet sich ohne SO_4 verzögert und meist abnorm; man kann SO_4 im normalen Pluteusskelet direkt chemisch nachweisen, dasselbe besteht also, wie auch nach v. Ebner das Skelet der Kalkschwämme,

¹⁾ Siehe Anm. 2 auf pag. 855.

nicht aus reinem Kalkspath; die ohne SO_4 auftretenden Abnormitäten zeigen, dass es sich bei dem normalen Gehalte des Skeletes an diesem Ion nicht um zufällige Beimengungen handelt.

Von besonderer Wichtigkeit ist der Einfluss des Ions SO_4 auf die Bilateralität der Echiniden: die Kalkbildner begeben sich in schwefelfreiem Wasser nicht an ihren normalen Orte am Ektoderm, sondern umlagern, ihrem Ursprungsort nahe, den Darm; wird nun eine so gehemmte Larve in Seewasser zurückgebracht, so erfolgt nachträglich die Ordnung der Kalkbildner am äusseren Keimblatt, aber nun nicht zu zwei, sondern zu fünf bis sieben Dreistrahlern mit entsprechendem Skelet; der Darm wächst ohne SO_4 gerade aus, es unterbleibt die sonst der künftigen Mundseite zugewandte Knickung; der Wimperring erfährt bei Mangel unseres Ions eine Verlängerung um 90° , sodass er jetzt senkrecht auf der Gastrulaachse steht. — Es ist also eine radiäre Form an Stelle einer bilateralen entstanden; die spätere Architektonik der Organismen ist antizipiert worden, und wir können wohl geradezu sagen, dass die Sulfate die Bedeutung haben, die vorzeitige Ausprägung radiären Baues zu hindern.

Die vorübergehende Bilateralität der Echinidermenkeime ist offenbar ziemlich labilen Charakters; auch durch vorübergehenden Aufenthalt in einer Lithiumlösung hob Herbst (I. 3, 6) sie auf; er sah sie auch am Ende der Laichzeit bisweilen ohne ersichtlichen äusseren Grund manchmal zu Gunsten früher Radiärstruktur ausfallen. Der physikalische Zustand des Plasmas ist hier wohl im Spiele.

Ebenso hemmend, nicht positiv schlaffend, wie hinsichtlich der Bilateralität, erweist sich das Ion SO_4 bei Bildung des Wimperschopfes der Seeigellarven: er hypertrophiert ohne dasselbe; durch gleichzeitige Erhöhung des Ca-Gehaltes kann seine Ausbildung so sehr gesteigert werden, dass sie sich über mehr als die Hälfte des ganzen Keimes ausdehnt; eine Reduktion des Darmes geht damit Hand in Hand. Es ist klar, dass dem Ca hier eine schaffende, dem SO_4 eine hemmende, antagonistische Wirkung zuzuschreiben ist. Ein typisches Gegenstück zu diesem Phänomen ist die bekannte Wirkung des Lithiums¹⁾; sie setzt, Hypotrophie bedingend, am entgegengesetzten Pol des Keimes ein wie die des Calciums.

Wie das SO_4 -Ion seine Wirkung äussert, wissen wir nicht, offenbar in verschiedenen Fällen verschiedenartig. Vielleicht beteiligt es sich

¹⁾ Boveris (2, 3) Angaben über die Gastrulation der Seeigel gegenüber betont Herbst besonders, dass es sich bei seinen Lithiumlarven nicht etwa um ein Liegenbleiben von Material an abnormem Ort, sondern um wahre Vergrösserung der Darmbildungszone handelt.

an der Bildung schwefelhaltiger Eiweisskörper; Prüfungen der Frage, ob etwa Seeigelkeime sich, wie die Pilze, aus einfachen organischen Stoffen und den Phosphaten und Sulfaten des Mediums zu ernähren vermöchten, ergaben kein Resultat wegen Störung durch Bakterien; näheres ist hier im Original nachzulesen.

Schwer von der Rolle des Hydroxylions trennbar, wie schon gesagt, ist diejenige der Karbonate; zur Skelettbildung sind sie unbedingt notwendig; der von Biedermann gelieferten abweisenden Kritik der Steinmannschen Skelettbildungstheorie wird von Herbst beige-stimmt.

Magnesium endlich ist bei *Asterias*, nicht aber bei Echiniden, neben Ca zum Zusammenhalt der Zellen notwendig; bei den Seeigellarven aber kommt es ohne dasselbe nicht zu völlig normaler Darmbildung und zu keinem ganz normalen Skelet (vgl. das über SO_4 in dieser Hinsicht Gesagte). Zum Zustandekommen der Wimperbewegung ist Magnesium unerlässlich, was mit den Ermittlungen von Ralph Lillie an *Arenicolalarven* übereinstimmt, für die Muskelkontraktilität kann es aber entbehrt werden; doch erleidet ersterer Satz insofern Ausnahmen, als trübe kränkliche Larven von Echiniden und *Asteriaslarven*, die sich, wie erwähnt, ohne Magnesium in ihre Elemente auflösen, auch ohne Magnesium zu wimpern fortfahren; gewisse „krankhafte“ Vorgänge ersetzen hier offenbar dessen Wirkung.

Eine kurze Übersicht über alle diejenigen morphogenen Prozesse, welche gemeinsam von sämtlichen „notwendigen“ Stoffen beeinflusst werden, beschliesst die Arbeit von Herbst: die Geschwindigkeit der Entwicklung steigt bei Zunahme jedes Stoffes bis zum Optimum; meist, nicht immer¹⁾ ist dieses Optimum in der Natur realisiert. Über die Beeinflussung der Grösse der Larven ist schon wiederholt geredet: die Stoffe können hier ihre Wirkung äussern entweder durch Beteiligung am osmotischen Druck in den Körperhöhlräumen oder den Zellen, wobei anzunehmen ist, dass die Epithelien meist rascher von aussen nach innen als umgekehrt für Salze durchlässig sind, oder durch Veränderung der Durchlässigkeit, derart dass bei Anwesenheit eines Stoffes andere zurückgehalten werden, die sonst austreten würden, oder endlich indirekt, durch Wirkung auf die Skelettbildung.

Die wesentlichsten bis jetzt publizierten Ermittlungen von Herbst über die entwicklungsphysiologische Rolle der Salze des Mediums sind hiermit in leidlicher Vollständigkeit dargestellt; nicht zur Erörterung

¹⁾ Nach Loeb (s. o.) nicht für *Arbacia* hinsichtlich der Alkalinität; doch gilt das nur für diese Seeigelspecies.

gelangten seine Ergebnisse über die Rolle des Natriums, und zwar war solches deswegen der Fall, weil schon nach Erscheinen der ersten bezüglichen Arbeiten von Herbst (I. 13—14), von Loeb gewisse Befunde mitgeteilt wurden, die zunächst in Bezug auf diesen Stoff, dann aber ganz allgemein die Frage nach der „Notwendigkeit“ anorganischer Salze angeblich in einem ganz anderen Licht erscheinen lassen sollten. Wir müssen auf diese Befunde jetzt eingehen, bei ihrer Kritik wird dann näheres über die Rolle des Natriums mitzuteilen sein. —

Wenn wir uns also jetzt einer kurzen Darstellung der Arbeiten Loeb's über die Bedeutung der Salze des Mediums für die Formbildungsprozesse zu wenden, so ist dabei vor allem im Auge zu behalten, dass diese Arbeiten von gewissen Thatsachen der allgemeinen Physiologie ihren Ausgang nehmen und eigentlich stets nur als Appendix zu jenen behandelt worden sind. Das verleiht ihnen einen aphoristischen Charakter und bewirkt es auch, dass die eigentlichen Differenzierungsvorgänge als solche dabei wenig Berücksichtigung erfahren haben.

Loeb (18) geht von den Thatsachen aus, dass rhythmische Kontraktionen der Skelettmuskeln durch Na, Cl, Li, etc. hervorgerufen, dass sie durch Ca, K, Mg etc. verhindert werden. Beides liege an dem Eintritt der genannten Ionen in gewisse Proteidverbindungen; in eben diesen seien dann die eigentlich zureichenden Bedingungen für die rhythmische Bewegung gegeben oder nicht gegeben. Dass die Skelettmuskeln sich nicht dauernd rhythmisch bewegen, liegt nach Gesagtem an dem Ca- und K-Gehalt des Blutes.

Später (2) wird die Meduse *Gonionemus* in den Kreis der Betrachtungen gezogen und zugleich das Studium auf die Ionen Na, Ca, K eingeschränkt. Die Scheibe dieser Meduse, deren Ganglien entfernt sind, kontrahiert sich rhythmisch in reiner $\frac{5}{8}$ nNaCl-Lösung; sie sistiert die Bewegung, sobald CaCl_2 oder KCl zugeführt wird, bewegt sich daher auch nicht in Seewasser; der Ganglien tragende Rand und daher auch die intakte Meduse werden dagegen in ihren rhythmischen Kontraktionen durch den geringfügigen Gehalt des Seewassers an Ca und K nicht gestört, da die Ganglien, die hier, im Gegensatz zur isolierten Scheibe, den Ausgang der Bewegung bilden, wohl eine gewisse negative Auswahl für diese Elemente besitzen; Erhöhung des Ca- und K-Gehaltes des Mediums sistiert aber auch hier die Bewegung. Andererseits hören in reiner NaCl-Lösung die anfangs äusserst stürmischen Kontraktionen der intakten Meduse bald auf, in verdünnter NaCl-Lösung dauern sie länger; zu endlichem Aufhören in reiner NaCl-Lösung kommen aber selbst die Kontraktionen der isolierten Scheibe.

Loeb schliesst aus allem, dass eine bestimmte normale Proportion¹⁾ von K-, Cl- und Na-Ionen in den Gewebsproteiden der Meduse gewahrt sein müsse, damit sie sich normal verhalte; Alterationen des Mediums alterieren auch die Gewebszusammensetzung, indem gewisse Ionen des Mediums abnormerweise die Stelle von Gewebsionen einnehmen, wodurch dann das abnorme Verhalten bedingt wird.

So viel über den Ausgang Loeb's von der allgemeinen Bewegungsphysiologie.

Ein anderer Ausgang waren ihm gewisse Versuche mit dem Fische *Fundulus* (1).

Dieses Tier lebt und entwickelt sich in destilliertem Wasser, als sei im gar nichts geschehen. Es stirbt aber, und zwar ganz junge Entwicklungsstadien und Erwachsene rascher als ältere Entwicklungsstadien, in reiner NaCl- oder KCl- oder CaCl_2 -Lösung, ebenfalls in einer Lösung, die Na und K, aber nicht in einer Lösung, die Na, K und Ca enthält, wobei wir von quantitativen Angaben und manchem Weiteren für unsere Zwecke absehen können.

Aus beiden Beobachtungsreihen folgert Loeb dieses: aus dem Studium der Kontraktionsbewegungen könnte man schliessen, dass zu ihrem Zustandekommen Na, aus dem Studium des *Fundulus*, dass für seine Lebensprozesse Ca notwendig sei. Dass beides falsch wäre, zeigt aber der Umstand, dass *Fundulus* sich in destilliertem Wasser ebenso wie in Seewasser entwickelt. Diese Thatsache lehrt vielmehr, dass weder Na, noch K, noch Ca an und für sich notwendig ist, dass vielmehr jeder dieser Stoffe nur in Bezug auf andere notwendige Bedeutung besitzt: die reine NaCl-Lösung ist giftig, da sie die normalen Proteidverbindungen („Ion-Proteid-Compounds“) verändert, und eben dieser Giftigkeit wird durch K oder Ca entgegengewirkt.

Von dem so gewonnenen Standpunkte aus beurteilt nun Loeb die Frage nach der Notwendigkeit von Salzen für die Entwicklung der Echiniden. Er selbst hat eine Serie von Versuchen (3) dazu angestellt: war ein Chlorid (NaCl, KCl, MgCl_2 etc.) in Lösung, so erhielt er höchstens einige Furchungen, bei zweien höchstens eine Morula, wobei 90% $\text{MgCl}_2 + 10 \text{ CCl}_2$ oder 98% $\text{NaCl} + 2 \text{ KCl}$ am günstigsten wirkten; bei einer Mischung von der Zusammensetzung: $96 \frac{1}{2} \text{ n NaCl} + 2 \frac{1}{8} \text{ n CaCl}_2 + 2 \frac{1}{2} \text{ n KCl}$ erhielt er, wie er sagt, Plutei ohne Skelet, also wohl die prismatische Gastrula, und bei einem Gemisch, das ausser den Chloriden von Na, Mg, K, Ca noch NaCO_3 enthielt, erzog er nahezu normale Plutei.

¹⁾ Dieselbe ist im Rande und in der Scheibe je eine andere.

Das alles soll, abgesehen allein von der Spezialnotwendigkeit von NaCO_3 für die Skelettbildung, gegen die Schlussfolgerungen von Herbst über die Notwendigkeit einzelner Salze als solcher und vielmehr dafür sprechen, dass es, wie bei *Fundulus*, so auch hier nur auf das physiologische Gleichgewicht der angewandten Lösungen (physiologically balanced salt solutions) ankäme; ganz gleich, wie die Salzkombination sei: sie müsse nur derart sein, dass die Zusammensetzung der Proteide nicht gestört werde. —

Versuchen wir nun die Ergebnisse unserer beiden Forscher miteinander zu vergleichen, so ist wohl an erster Stelle zu betonen, dass Herbst eben positiv für fast alle der von ihm untersuchten Stoffe eine determinierte Bedeutung, oft sogar in Hinsicht spezieller Differenzierungsphänomene nachgewiesen hat. Die Frage ist also nur, ob etwa neben diesem Nachweis auch noch Loeb's Ansichten eine gewisse Bedeutung zukommt.

Loeb giebt an, dass bei der Mischung $96 \text{ MgCl}_2 + 2 \text{ KCl} + 2 \text{ CaCl}_2$ sich kein Ei furcht; wird, wie erwähnt statt Mg Na genommen, so entstehen Prismengastrulae. Er schliesst eben daraus auf die „Giftigkeit“ gewisser Ionen: bei Anwesenheit von Mg fehle zwar das „giftige“ Na , aber nun wirkten K und Ca für sich „giftig“. Es ist klar, dass solches durchaus nur Deutung ist, nichts weiter. Die natürlichere Deutung aber scheint zu sein, aus den beiden Versuchsserien auf die Notwendigkeit des Na zu schliessen, und wenn gar das NaCl durch Zucker oder Glycerin oder LiCl ersetzt wurde und die Eier sich nicht entwickelten, so wird man in diesen Fällen positiv schädigende Wirkungen noch dazu annehmen können.

Es verwundert besonders, bei Loeb nicht den Schwefel unter den in seinem Sinne notwendigen Stoffen zu finden; ohne Schwefel will er „Plutei ohne Skelet“, bei Zusatz von NaCO_3 sogar durchaus normale Plutei gezogen haben. Da Loeb nirgends genaue morphologische Analysen giebt, ist nicht zu sagen, wie weit die Plutei ohne Skelet entwickelt waren, es werden doch wohl prismatische Gastrulae mit dreigliedrigem Darm und Mund gewesen sein; die fertigen Plutei werden geradezu als durchaus normal bezeichnet.

Nun sind andererseits die Angaben von Herbst über die Notwendigkeit des Schwefels derartig positiv und sind seine mit Salzen und Wasser der verschiedensten Herkunft ausgeführten Versuche so ausserordentlich zahlreich, dass die Vermutung, es sei Loeb, der ja auf die Frage nach dem Schwefel gar nicht im besonderen achtete,

durch Verunreinigungen in seinen Substanzen getäuscht worden, kaum von der Hand zu weisen ist.

In Kürze also können wir sagen: für Echinidenkeime fand Loeb, von dem Schwefel abgesehen, sachlich im wesentlichen dasselbe wie Herbst: Na, Cl, K, Ca sind auch nach ihm „notwendig“; nur deutet er alle Befunde anders.

Dass wir die Deutung seiner Befunde, in denen Na durch Mg, Li, Zucker oder Glycerin ersetzt war und die Entwicklung unterblieb, beanstanden, sagten wir schon. Gehen wir weiter auf die Gründe seiner Deutungen ein, so finden wir, dass sie immer wieder auf denselben Urgrund hinauslaufen: auf die Befunde an *Fundulus*:

Fundulus kann in destilliertem Wasser leben, die Chloride von Na, K, Ca, allein genommen, sind für ihn „giftig“, nur alle 3 zusammen sind es nicht: also, so schliesst Loeb, ist kein Salz für sich allein hier notwendig und also ist solches auch für die Echiniden der Fall.

Seltsam und gekünstelt erscheint dieser Schluss offenbar schon auf Grund der einfachen Thatsache, dass sich Echinideneier doch eben nicht in destilliertem Wasser normal entwickeln, vielmehr sehr rasch in solchem zu Grunde gehen. Aber wir wollen gar nicht so rasch mit unserem Urteil sein, sondern Loeb auf seinen eigenen Wegen folgen:

Herbst (7) selbst hat die Loeb'sche Deutung der Befunde an *Fundulus* eingehend kritisiert, und indem wir uns an eben diese Kritik im Folgenden anlehnen wollen, werden wir zugleich zur Mitteilung des letzten Positiven, das wir über die Herbst'schen Versuche als solche noch zu sagen haben, geführt werden: liessen wir doch oben seine Ermittlungen über die Rolle des Na-Ions absichtlich ausser Betracht. Wir thaten es, um eben mit Darstellung dieser Ermittlungen zugleich eine Kritik jener Loeb'schen Deutungen zu verbinden.

Dass dem Na eine allgemeine Giftigkeit selbst bei *Fundulus* nicht zukommen könne, beweist nach Herbst schon allein die Thatsache, dass es doch in den Körpersäften dieses Tieres vorhanden und zur Verhinderung des Aussfallens der Blutglobuline sogar unbedingt notwendig sei. Es kann sich also höchstens um eine „Giftigkeit“ im speziellen, d. h. um die Schädigung gewisser physiologischen Phänomene bei Anwesenheit von Natrium allein handeln.

Es ist seit langem bekannt, neuerdings u. a. auch wieder von Giard¹⁾ festgestellt, dass manche Fische wechselnde Übertragung von

1) Litteratur bei Herbst.

See- in Süßwasser und umgekehrt anstandslos vertragen. Ihre Körperoberflächen sind offenbar absolut undurchlässig; in der That kann Fredericq¹⁾ auf Grund seiner Versuche die Kiemenepithelien der Fische mit dünnen Kautschukmembranen vergleichen, durch die nur Gase, aber keine Salze und kein Wasser hindurchgehen.

Herbst vermutete nun eine Wirkung der „reinen“ Natriumlösung auf die Kiemenepithelien der in Frage stehenden Fische und konnte in der That bei jungen Aalen feststellen, dass diese sich in einer reinen Na Cl-Lösung ebenso in ihre einzelnen Zellen auflösen, wie es Echinidenblastomeren in Seewasser ohne Calcium thun.

Damit ist nun nicht nur eine Kritik der Loebischen Deutungen, sondern zugleich etwas Positives gewonnen, nämlich die Einsicht, dass das Na-Ion zwar ein Antagonist des Ca-Ions, aber in ganz spezifizierter Bedeutung, nämlich hinsichtlich des Zusammenhaltens des Zellenverbandes, ist.

Von einer allgemeinen „Giftigkeit“ des Na zu reden, hat nach diesen Befunden gar keine Berechtigung: die Lockerung von Zellverbänden kann doch offenbar in gewissen Fällen von morphogener Bedeutung und vom Organismus, sozusagen, geradezu gewollt sein; man denke hier an die Mesenchymbildung.

Allgemein kann man vielmehr nur dieses sagen: zu gewissen Lebensvorgängen müssen gewisse Ionen in Kombination vorhanden sein, denn es kann offenbar ein Stoff, der zu einem Prozess A nötig ist, beim Zustandekommen eines Prozesses B ohne Vorhandensein seines Antagonisten schädigend wirken, und zwar wohl gar wegen eben derselben Eigenschaft, wegen welcher er beim Prozess A nicht entbehrt werden konnte.

Ob die trennende Rolle des Na von allgemeiner Bedeutung ist, sollen besondere auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen zeigen.

Es ist klar, dass Herbst mit seiner Analyse der Loebischen Befunde diesen eine gewisse Bedeutung im Speziellen zugesteht, dass er aber ihre allgemeine Bedeutung mit gutem Recht ablehnt, und, dass er durch Ersatz des unbestimmten Begriffes der „Giftigkeit“ durch den zunächst freilich noch vorwiegend vermuteten Nachweis der Rolle des Natriums im physiologischen Getriebe etwas direkt Positives schafft.

Da sich somit Loeb's Befunde für sein Ausgangsobjekt *Fundulus* als von nur spezieller Bedeutung erwiesen haben, fällt seine Auffassung der Rolle von Salzen in der Echinidenentwicklung, die doch ledig-

¹⁾ Litteratur bei Herbst.

lich Deutung gewesen war und auf die er ohne die Fundulusversuche schwerlich verfallen wäre, von selbst; mit ihr fallen auch, nebenbeigesagt, seine bewegungsphysiologischen Auffassungen: über die Thatsache, dass Na und Ca und K für Kontraktionserscheinungen nötig sind, sind ja Alle einig (vgl. hierzu auch Howell¹⁾); von „Giftigkeit“ eines Salzes ohne die anderen zu reden, hat nach Analyse der Fundulusversuche auch hier keinen Sinn mehr.

Was aber endlich die Loebschen Ionen-Eiweiss Verbindungen (Ion-Proteid-Compounds) als solche angeht, die den eigentlichen Ausgang seines Theoretisierens bildeten, so liegt deren hypothetischer Charakter wohl ohne weiteres auf der Hand. —

Gegenüber den Ausführungen von Herbst und Loeb tritt alles sonst unter die Bedeutung von Salzen für die Entwicklungsphänomene Ermittelte zurück.

Lillie (2) fand, dass die Restitution von Planarien, unter starker Grössenreduktion verlaufend, auch in destilliertem Wasser möglich sei; dieser Befund schliesst sich dem von Moore für Kaulquappen unmittelbar an; im übrigen vergleiche man das oben über die Restitution der Planaria Gesagte.

Dass bei den Versuchen von Schimkewitsch an Cephalopoden-eiern chemische Wirkungen neben osmotischen beteiligt waren, ist schon oben gesagt; vielleicht war auch bei denen von Bataillon (13) solches der Fall.

Dass künstliche Parthenogenese nach Loeb (3, 5, 6, 8), Delage (3) u. a. nicht nur durch Wasserentziehung, sondern auch, von allen möglichen anderen Mitteln abgesehen, durch chemische Specifica hervorgerufen werden kann, mag hier, als nicht eigentlich zum Thema gehörig nur erwähnt sein; Mead (1, 2) ist hier als Loebs Vorläufer zu nennen.

2. Von den inneren Mitteln der Formbildung.

Die inneren Mittel der Ontogenese habe ich früher in physiologische und in physikalische geschieden. Da aber diese Grenze wenig scharf und bis zu einem gewissen Grade willkürlich ist, so soll sie hier wegfallen: heisst „physiologisch“ doch eigentlich nur (s. o. pag. 800 f.), dass man nicht weiss, ob das in Rede Stehende physico-chemisch, oder was es sonst sei, und ist doch gerade manches gemeinhin als physiologisch Bezeichnete in der That schon einer physikalischen Aufhellung wenigstens teilweise zugänglich gewesen.

¹⁾ S. bei Herbst.

Es seien also unter inneren Mitteln allgemein verstanden alle solchen bei ontogenetischen Formbildungen beteiligten Faktoren, welche, der allgemeinen Definition des Mittels entsprechend, nicht „Ursachen“ des Geschehens sind, und welche innerhalb des Organismus oder wenigstens an ihm ihren Sitz haben. Dass sich nicht immer eine ganz scharfe Grenze innerer Mittel zu äusseren ziehen lässt, ist klar, manche inneren Faktoren treten eben überhaupt erst in Bezug auf äussere in Aktion; aber dem allgemeinen Wert und der Verständlichkeit unserer Einteilung thut das wohl keinen Abbruch.

a) Aggregatzustand und Verwandtes.

Bütschli (1) hat sich eingehend mit den Kritikern seiner Ansicht von der flüssigen Natur und dem Wabenbau des Protoplasmas auseinandergesetzt. Er hält im wesentlichen alles Vertretene aufrecht, und es darf wohl in der That behauptet werden, dass Argumente, die wirklich Beachtung verdienen, eigentlich nicht gegen seine Ansichten vorgebracht sind.

Bei dieser Gelegenheit mag darauf hingewiesen sein, dass Bütschlis etwas schwer zugängliches Werk über Strukturen (I, 2) in einem Referate Schubergs eine übersichtliche Darstellung gefunden hat. (Zool. Centr. 7, 1900.)

Dass auch dieses Werk, ebenso wie gewisse Beiträge zur anorganischen Morphologie von Rhumbler (2, 3), sich für das Verständnis mancher Formverhältnisse am lebenden Körper fruchtbringend erweisen können, ist klar: Versuche einer spezifizierten Inbeziehungsetzung anorganischer zu organischen Formbestandteilen fehlen zwar meist noch. Im einzelnen können wir in eine Schilderung des Ermittelten nicht eintreten.

Auch Albrecht (1, 4) vertritt in energischer Weise den allgemeinen Flüssigkeitscharakter der lebenden Substanz und ihrer Bestandteile, vor allem des Nucleolus, zumeist auf Grund experimenteller Ermittlungen über Formänderungen derselben; er weist auf den Vorgang der Entmischung (2) als allgemeinen histogenetischen Faktor hin.

Auf die grosse Bedeutung der Oberflächenenergie für alle Gestaltungsvorgänge hat Rhumbler (5) in seiner Orbitolitesarbeit ganz besonders hingewiesen und hat gewisse Gesetze der Kammeranordnung dieser Form mit ihrer Hülfe verständlich zu machen versucht (s. o. pag. 828) Seine Arbeit erinnert an frühere Leistungen Dreyers (I, 1), das eigentlich Spezifische der Formen wird durch diese Dinge natürlich nicht berührt¹⁾. —

1) Bei Orbitolites wird also höchstens, wie früher erörtert, die Gesamtform, Anatomische Hefte. II. Abteilung. „Ergebnisse“ 1901.

Die von Roux als „Massenkorrelation“ bezeichnete Erscheinung gehört in gewissem Sinne auch in dieses Kapitel, insofern nämlich als die Widerstandsleistung von Organen oder Organteilen hier eine (meist allerdings schwer zu durchschauende) Rolle spielt: die hierher gehörige Schwendenersche Blattstellungstheorie wurde neuerdings von H. Winkler (3) u. a. mit der Begründung abgelehnt, dass erstens der notwendig vorausgesetzte Kontakt der Anlagen fehle, zweitens die Grösse der Anlagen und der Scheitel nicht fest fixiert und drittens ein Druck nicht nachweisbar sei. Schwendener hat dem entgegenget.

Auf zoologischem Gebiete ist von Rhumbler (6) der Versuch einer mechanischen Analyse des Gastrulationsvorganges gemacht worden; als wesentlichstes Ergebnis desselben sei hier erwähnt, dass nicht nur ein differentes Wachstum der verschiedenen Teile der Blastula, sondern auch eine gewisse Umordnung der Struktur der späteren Entodermzellen als mechanische Grundlage der Gastrulation anzunehmen ist: durch sie muss es erzielt werden, dass die einzelnen keilförmigen Zellen ihre breite Fläche nach innen statt nach aussen kehren, nur dann nämlich können sie durch seitlichen Druck eingestülpt werden. Soll mit dieser Analyse Rhumblers nur gesagt sein, welche mechanische Faktoren im Sinne vollziehender Mittel bei der Gastrulation in Betracht kommen, so wird man höchstens gegen ihren stark schematischen Charakter¹⁾ etwas einwenden können. Anders wenn mit ihr das Gewonnensein eines vollen Einblickes in die „Gastrulation“, einer lückenlosen Einsicht in ihre mechanische Notwendigkeit behauptet werden soll: das ist gerade so wenig der Fall, wie mit der Einsicht in die Festigkeit eines gotischen Baues sein Dasein erklärt ist. Einer Vermischung von Mitteln und Determinationsfaktoren ist hier aufs Energischste entgegenzutreten: dass überhaupt gewisse Stellen des Keimes zu künftigen Entodermzellen determiniert werden, dieses ist das Wesentlichste des ganzen Vorganges. Die experimentell gewonnene Erkenntnis (s. o. pag. 808 f.), dass solche Determination nicht absolut fixiert ist, kommt dazu. Hier und nur hier liegen die eigentlichen biologischen Probleme; was Rhumbler mit seiner Analyse nur leisten kann, kommt erst hinterher, nämlich dann,

nicht die einzelne Kammerform „erklärt“. Der „Randwinkel“ und manches andere bleibt gegeben.

¹⁾ Denke ich z. B. an den mir bekanntesten „Gastrulations“vorgang, nämlich bei den Echiniden, so möchte ich 3 Punkte gegen Rhumbler in Erinnerung bringen: erstens, dass die vegetativsten Zellen hier gerade die kleinsten des ganzen Keimes sind, zweitens, dass von demselben Bezirke zuerst die Mesenchym- dann erst die Darmbildung ausgeht und drittens, dass während der Gastrulation das Gesamtvolumen des Keimes stetig wächst.

wenn die Determination zu künftigen Entodermzellen auf formativem Reizwege stattgefunden hat. In diesem Sinne giebt seine Arbeit dann allerdings vielleicht einen schätzenswerten Einblick in Richtung und Intensität der sich während des Vollzuges der Gastrulation äussernden Kraftkomponenten. Aber es ist nie zu vergessen, dass das wahrhaft Aktive, von dem Rumbler zwar spricht, aber nur um es in Passives zu verwandeln, aller mechanischen Analysierungsmöglichkeit vorhergehend.

b) Histogenese und Verwandtes.

Eben auf Grund von Erwägungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas **und seiner** Bestandteile und über Änderung der Beschaffenheiten der letzteren **lässt sich an** vielen Punkten ein physikalischer Einblick in die histogenetischen (und **sekretiven**) Prozesse gewinnen.

Es liegen aber auch einige Arbeiten über Histogenese vor, denen das Prädikat exakt zukommt, obschon ihnen die Leistung einer eigentlichen physikalischen Aufhellung nicht zugesprochen werden kann, und diese sind es, die an dieser Stelle eine kurze Erwähnung finden sollen.

Unter dem Titel „Funktionelle Struktur der Leber“ untersuchten Albrecht und Schmaus die Änderungen der Leberzellen während der Funktion, ähnlich wie Heidenhains Sekretionsarbeiten das thaten; im Gegensatz zum üblichen Sprachgebrauch, soll mit jenem Ausdruck nicht die Struktur in Hinblick auf oder in Anpassung an die Funktion bezeichnet sein.

Über die Kalkausscheidungen im Tierreich lieferte A. Kelly eine vorwiegend mineralogische Arbeit, die auch im vorigen Abschnitt ihren Platz hätte finden können, wenn sie nicht dadurch von verwandten aber nicht eigentlich physikalischen Arbeiten getrennt worden wäre. Stempel hat vergleichend, aber mit allgemeinen Tendenzen, die Schalenbildungen der Mollusken untersucht, mit dem Resultat, dass die intimen Strukturverhältnisse der Schalen der direkte Ausfluss intimer Formbildungen der verschiedenen cellulären oder intracellulären Bestandteile der sezernierenden Epithelien seien. Biedermann ist dagegen auf Grund umfassender vergleichender Formbetrachtungen der Ansicht, dass zwar die verschiedenen Substanzen und Schichten, aus denen Skeletbildungen bestehen, von verschiedenen Zellarten herrühren, dass aber der intime strukturelle Ausbau der Schale nach erfolgter Sekretion ein rein physikalischer Geschehenskomplex, also den Bütschli-Rumblerschen Ermittlungen zur anorganischen Morphologie an die Seite zu stellen sei; wenigstens gelte solches für Mollusken und Crustaceen, während (3) für Radiolarien und Echinodermen andere Grundlagen obwalten sollen;

die Herbstschen Salzarbeiten werden bei Erörterung der letztgenannten Tiergruppe gestreift. —

Wollen wir auch die Arbeiten zur allgemeinen Analyse des Wachstums diesem Abschnitte beizählen, so mag zunächst auf die grosse Bedeutung hingewiesen werden, die demselben durch die neuere Restitutionsforschung in stetig erhöhtem Masse zugeschrieben wird. Im übrigen ist Galloways oben (pag. 846) genannte Arbeit hier zu vergleichen und mag nachtragend auf Davenports Einteilung der Wachstumsvorgänge in drei Gruppen hingewiesen werden: seine Einteilung in Wachstum der geformten Substanzen (Sekretion), des Plasmas (Assimilation) und des Enchylemas (Imbibition) trifft jedenfalls wesentliche unterscheidende Punkte; ob sie praktisch durchführbar ist, dürfte eine andere Frage sein. Auch auf gewisse, nomenklatorisch zwar wenig glückliche Ausführungen meiner „analytischen Theorie“ (pag. 35 ff.) darf ich hier wohl nachträglich hinweisen: auf die Unterscheidung von „passivem“ (durch Wasseraufnahme der Zellen bedingten), „aktivem“ (assimilatorischen) und „Dehnungs-“Wachsen (ohne Volumzunahme der Elemente, nur Flächenvergrösserung und Zunahme des Gesamtvolumens). —

Im Anschluss an die genannten analytischen Betrachtungen, namentlich an diejenigen Davenports, ist jüngst von Schaper das gesamte Wachstumsproblem in scharfer und eindringender Form analytisch behandelt worden; wir müssen hier aber den Leser auf das Original verweisen, das nicht wohl in Kürze wiederzugeben ist. Die Experimental- und Wägungsbefunde, die den zweiten Teil der Schaperschen Arbeit bilden, decken sich sachlich im wesentlichen mit früheren Befunden Davenports (s. I.): an Larven von *Rana fusca* wurde festgestellt, dass drei Perioden, eine der Kernvermehrung, eine der starken Wasseraufnahme und eine der echten Assimilation einander folgen, wie das ja auch bei Pflanzen (Kraus u. a.) der Fall ist: in die zweite dieser Perioden fällt das stärkste Wachstum der Larven, Wasseraufnahme ist also seine Grundlage. Im einzelnen geht Schaper, zumal auf Grund mikroskopischer Befunde, über die älteren Ergebnisse hinaus: die Ermittlungen über die Bedeutung der Höhlenflüssigkeiten, sowie über die Wasseraufnahme seitens der Chorda und des Knorpels und ihre dadurch erzielte Festigkeit seien in diesem Sinne genannt. Den Beginn der stärkeren Wasseraufnahme, also der zweiten Periode, der mit dem Auschlüpfen zusammenfällt, erklärt Schaper zunächst durch die jetzt plötzlich geänderten osmotischen Verhältnisse des Mediums, aber später kommt wohl die aktive Produktion osmotisch wirkender Stoffe seitens

des sich jetzt ja selbständig ernährenden Tieres dazu. Die spätere Sistierung der Wasseraufnahme wird auf vermehrter Ausscheidung solcher Stoffe (Nierenthätigkeit) und auf dem Erreichen gewisser Widerstandsintensitäten gegen weitere Dehnung beruhen. Die Metamorphose der Larven hat innere Gründe.

c) Zellteilung und Verwandtes.

Die Bestrebungen eines Eindringens in die sogenannte Mechanik der Zellteilung sind in Rhumblers Referat (1) nachzulesen.

Dass Formbildung, normale sowohl wie regulatorische, auch ohne Zellteilung geschehen kann, zeigen die Protisten (Morgan 13, s. auch Doflein). Auch durch die Versuche und Beobachtungen zur Physiologie der Blastomeren erscheint die Bedeutung der Zelle etwas eingeschränkt (s. Child (1) u. a.) — Noll (2) betonte neuerdings besonders die Einheitlichkeit der Hautschicht für den Begriff der „Energide“; Ein- oder Mehrkernigkeit seien ihr gegenüber unwesentliche Kennzeichen, sie sei in jeder Hinsicht die „Sinnesschicht“. Natürlich gilt zunächst und uneingeschränkt solche Auffassung wohl nur für die Objekte, an denen sie gewonnen ward, für Siphoneen.

Gewisse Ermittlungen Lillies (5) sind von besonderer Bedeutung in der Frage nach der Beziehung von Differenzierung und Zell- resp. Kernteilung: an Eiern des Anneliden Chaetopterus (s. o. pag. 815 f.), welche unbefruchtet oder gleich nach der Befruchtung der Einwirkung einer KCl-Lösung ausgesetzt waren, sah dieser Forscher eine Differenzierung der Keimmasse in dotterreiches Endo- und mit Cilien besetztes Ektoplasma eintreten, während eine Kern- und Plasmazerklüftung gar nicht oder doch nur in höchst geringem Masse stattfand; sogar eine Andeutung der Regionen einer „Trochophora“ zeigten diese protistoiden Keime ausgebildet; Verschmelzungen vieler Keime waren häufig; Loeb beobachtete wahrscheinlich auch eben diesen seltsamen Typus der Entwicklung¹⁾. Das Auftreten der Cilien war etwa um zwei Stunden gegen die Norm verspätet. —

Soll einiges Nähere über Kernverhältnisse im Besonderen hier beigebracht werden, das insofern entwicklungsphysiologisches Interesse hat, als es zeigt, welche Änderungen derselben ohne Schaden der Entwicklung geschehen können, so könnte es etwa das Folgende sein:

Wilson (6) verhinderte durch Behandlung mit Äther die Vereinigung der Vorkerne; sie teilten sich dann selbständig, und es gelang die Aufzucht eines fünfzehnzelligen Stadiums, dessen Elemente teilweise rein

¹⁾ S. hierzu auch Treadwell.

weibliche, teilweise rein männliche Kerne hatten. Auch Kernteilung ohne Zellteilung konnte Wilson (7) hervorrufen; es folgte, wie früher (I.) in den mit Wärme und anderen Mitteln ausgeführten Versuchen, simultaner Zerfall und normale Entwicklung.

Dass Eibruchstücke, die nur den männlichen Vorkern besitzen, entwicklungsfähig sind, kann als gesichert gelten; Delage (1, 3) behauptet nach wie vor ausdrücklich (gegen Boveri und Wilson), dass die Chromosomenzahl der Blastulazellen in diesen Fällen von „Mero-gonie“ sowie auch in Fällen künstlicher Parthenogenese die für die Species normale, nicht deren Hälfte sei; wie aber Boveri (4) neuerdings darlegt, beruht die Polemik Delages nur auf einen Irrtum¹⁾ und stimmen die sachlichen Befunde aller Forscher darin überein, dass die Chromosomenzahl in den Blastulazellen nicht regulierbar, sondern stets die überkommene sei.

Des Häckerschen Befundes (2), dass in der Keimbahn von Cyklops männliche und weibliche Kernelemente dauernd getrennt bleiben, mag kurz gedacht sein; bei ihm findet sich die vollständige Litteratur über den Gegenstand.

Über durch Äther hervorgerufene amitotische oder durch „amitosen-ähnliche“ Kernteilung an Stelle mitotischer (Pfeffer-Natanson) ist schon oben geredet; die Entwicklungsphänomene wurden dadurch nicht beeinträchtigt. —

Hier ist nun aber der Ort jener neuen Versuche Boveris (4) über mehrpolige Mitosen zu gedenken, nach denen gerade dem normalen Ablauf der mitotischen Kernteilung eine sehr hohe entwicklungsphysiologische Bedeutung zukommt. Ausgehend von meinen (I. 10) älteren Versuchen, in denen die Aufzucht von Gastrulis aus doppeltbefruchteten, simultan viergeteilten Seeigeleiern nicht gelang, findet Boveri jetzt, dass in sehr seltenen Fällen doch nahezu ein junger Pluteus hier erzielt werden kann, dass solches aber weit häufiger ist, wenn simultan dreiteilige Eier (Morgan I. 5) oder wenn die durch kalkfreies Wasser isolierten einzelnen Partner beider Klasse von Objekten zu Grunde gelegt werden. Die verschiedenen Ergebnisse an den grossen Objekten, wie auch namentlich das verschiedene Schicksal der vier resp. drei Partner je eines solchen sollen nun dafür sprechen, dass eine bestimmte Kombination der Chromosomen ihrer Qualität nach zur normalen Entwicklung notwendig sei. Damit aber sei eine qualitative Verschiedenheit der Chromosomen eines Kernes „bewiesen.“

¹⁾ Delage meint fälschlich, 18 sei die normale Chromosomenzahl der Echiniden: das ist aber 36.

— Boveris Darlegungen liegen zur Zeit erst in sehr gedrängter Form vor, es muss daher für jeden, der sie wirklich kennen lernen will, unbedingt auf das höchst anregende Original verwiesen sein. Man kann, denke ich, nicht umhin zuzugeben, dass Boveri durch einen äusserst geschickten Gedankenaufbau in der That zur Annahme seiner Schlussfolgerung, ich möchte sagen, verführt. Von einem „Beweis“ möchte ich allerdings durchaus nicht reden, höchstens vom Nachweis von Wahrscheinlichkeit; es bleibt doch einmal eine bedenkliche Sache, wenn reale Verhältnisse lediglich per exclusionem „bewiesen“ werden sollen, und unmittelbar wissen wir eben von der Ungleichheit der Chromosomen gar nichts. Es ist bei so komplizierten Dingen gar zu leicht möglich, dass irgend etwas Wesentliches übersehen wird; zumal hier, wo durch die Doppelbefruchtung Abnormitäten ganz unbestimmter Art doch einmal von Anfang an gesetzt sind¹⁾. Auch ist im speziellen nicht zu vergessen, dass manche der von Boveri beobachteten Ausfallserscheinungen, z. B. das einseitige Skelet, doch wohl auch ohne jede Beziehung zu gestörten Kernverhältnissen aus allen möglichen Gründen auftreten können. Lillies oben erörterte Ermittlungen sind naturgemäss nichts weniger als eine Stütze des Boverischen Gedankengangs.

Um aber jetzt zum Wichtigsten zu kommen: gesetzt, Boveri habe in seiner Schlussfolgerung durchaus recht; was wäre dann bewiesen? Mich dünkt, es wäre nur gezeigt, dass der Kern in seinen verschiedenen Teilen verschiedene Mittel, etwa Stoffreservoir, für Formbildung darstelle. Natürlich wären solche Mittel etwas sehr Wichtiges, aber das letzte, ausschlaggebende wären sie nicht. Doch wollen wir an noch wichtigerer Stelle des Ganzen auf diese Fragen eingehen und dabei auch das Problem der „Eigenschaften“ kurz streifen. —

Die Faktoren, welche Art und Richtung der Zellteilung bestimmen, sind uns nach wie vor gleich unbekannt: wir wissen, dass die Hertwigschen Sätze nur oft befolgte Regeln sind, und dass Dotterverteilung nicht immer massgebend ist. Die „Cell-Lineage“-Arbeiten (Mead [1], Boveri [1], Child [1] Lillie [4]) sind hier zu vergleichen. Wenn Lillie (1) von einer Adaptation der Zellteilung an spätere Bedürfnisse spricht, so ist zwar nichts dagegen einzuwenden, aber es besagt dieser allgemeine deskriptiv-teleologische Ausdruck nicht viel. — Nach Kny werden bei Pflanzen die Scheidewände in Richtung des Druckes und senkrecht zum Zug angelegt, während die stärkste Wachstumsförde-

¹⁾ Könnten nicht die Orientierungsverhältnisse des Plasmas durch die abnormen Strahlungen durchgreifend gestört sein? In manchen Fällen reparabel, in manchen nicht?

rung gerade in umgekehrter Weise eintritt; Licht und innere Faktoren können dem aber entgegenwirken. —

Die Erscheinungen der künstlichen Parthenogenese (Loeb, Delage, Bataillon, Wilson u. a.) gehen uns hier ebensowenig an wie diejenigen der Reifung¹⁾; der seltsamen Behauptungen von Rawitz ist oben (pag. 850) schon gedacht worden. —

d) „Organbildende Stoffe“ und ähnliche unbekannte Faktoren.

Von der Bedeutung der sogenannten „organbildenden Stoffe“ (Sachs, Loeb (I. 1, 2) ist nicht viel übrig geblieben. Schon im vorigen Referate schränkte ich ihre Bedeutung sehr ein, indem ich darthat, dass sie höchstens als „Mittel“, nie aber „zur Erklärung der Ordnung, des typischen Ablaufs der Differenzierungsvorgänge“ verwendbar seien²⁾; in meinen „organischen Regulationen“ (5) führte ich solches noch weiter aus. Nun ist aber letzthin auch das eine einzige Beispiel, in dem ein „organbildender Stoff“, d. h. eine im Organismus deutlich sichtbare Substanz, wirklich die präcisierbare Rolle eines Mittels im Differenzierungsgetriebe zu spielen schien, höchst problematisch geworden: es handelt sich um den viel erörterten „rothen Stoff“ der Tubularia. Nachdem schon Morgan (15) auf manche Phänomene, wie z. B. auf die für helle und sehr rote Stämme nahezu gleiche Reparationszeit hingewiesen hatte, welche einer tiefen Bedeutung jenes Stoffes nicht gerade das Wort redeten, ist neuerdings durch N. M. Stevens (1) gezeigt, dass: 1. die vor der Reparation sichtbaren Stoffballen von den zerfallenden Zellen der im Interesse der Reparation reduzierten Septen herrühren, 2. nach der Hydranthenbildung viel mehr von dem Stoff vorhanden ist als vorher,

¹⁾ Ich hatte im vorigen Referate (pag. 750 Anm.), worauf Giard (3) hinweist, übersehen, dass Francotte Befruchtung und Entwicklung der hier abnorm grossen Richtungkörper bei einer Polycladenspecies beobachtet hat. — Meiner Ansicht, dass die Reifung nicht nur eine sogenannte „morphologische“ (auf die „Homologie“ mit der Spermatogenese gegründet), sondern auch eine physiologische Bedeutung habe, dass eine stoffliche Plasmaänderung ihre Wesenheit ausmache, thut diese Beobachtung keinen Abbruch. — Im übrigen sei zu dieser Frage bemerkt, dass nach Iwanzoff und H. Winkler (4) unreife Eier oder Bruchstücke solcher polysperm befruchtet werden, aber nie Entwicklungsansätze zeigen; Delage (3) schliesst sich dem neuerdings an. Wichtig erscheint die Mitteilung des letztgenannten Forschers, dass Eier und Bruchstücke derselben bei Asterias monosperm befruchtungsfähig werden von dem Moment an, wo die Eikernmembran undeutlich wird, also wohl Kernsaft austritt. Die Richtungkörper sind dann also noch nicht in Bildung; (Maturation cytoplasmique). — Dass kernlose Bruchstücke schon einmal befruchteter Eier wieder befruchtet werden können, giebt Winkler (4) (gegen Boveri) an.

²⁾ Morgan hat in seiner Tubulariaarbeit (15) meine Ansichten unzutreffend, neuerdings aber (19) richtig wiedergegeben.

3. der Stoff nachweislich in den Entodermzellen bei der Reparation neu entsteht, 4. der, wie erwähnt, vor der Reparation sichtbare Ballen durch den Mund des fertigen Hydranten ausgestossen wird. Demjenigen Ballen, welcher nach der regulativen Destruktion gestörter Reparationsanlagen im Stamminnern sichtbar ist, (Driesch I. 30), wird es wohl ebenso ergehen, und so bleibt denn in der That nicht viel, besser gesagt, gar nichts von der Bedeutung jenes Stoffes übrig.

Immerhin liegen bei *Tubularia* eine solche Menge quantitativer Erfahrungen vor, welche es wahrscheinlich erscheinen lassen, dass so etwas wie ein „Mittel“ zur Differenzierung im Stamminnern vorhanden und in verschiedenen Quantitäten anwesend sein müsse, dass der Grundgedanke der Rotenstoff-Theorie immerhin noch eine gewisse Bedeutung behauptet, wenn auch an Stelle jenes Stoffes selbst ein x gedacht werden muss: eine gewisse „Stofflichkeit“ als ein sich namentlich in den Quantitätsverhältnissen der Differenzierungen äusserndes „Mittel“ scheint in der That bei der *Tubularia* eine Rolle zu spielen, und so mögen hier denn wenigstens diejenigen Thatfachen aufgezählt sein, welche eine solche Ansicht acceptabel erscheinen lassen:

Nicht alle, sondern nur ein gewisser Teil der Erfahrungen über die Reparation der *Tubularia* hat hier Platz zu finden: Alles, was die Proportionalität des Anlageareals zur Stammlänge direkt angeht, gehört zu den Erörterungen über harmonisch-äquipotentielle Systeme, hat z. T. früher seinen Platz gefunden und wird ihn z. T. später finden, Anderes, wie die Frage nach Fixierung der Tentakelgrösse, wird im Abschnitt über die Charakteristik der Differenzierungseffekte seine Stelle haben, und die Frage nach der Polarität behandeln wir unter den Ursachen der Formgestaltung, denn hier ist der in Rede stehende Faktor deutlich ortsbestimmend (vgl. pag. 882 f.).

So bleiben denn nur gewisse Ermittlungen übrig, welche von Beziehungen handeln, die zwischen Grösse oder Art der Reparationsprodukte einerseits und ihrer Lokalität im ursprünglichen Stammganzen andererseits obwalten.

Bei gleicher Stammlänge entwickeln sich solche orale Hydranthen, deren Entstehungsort weiter oralwärts im ursprünglichen Individuum liegt, rascher als weiter aboralwärts gelegen, besitzen mehr Tentakeln und ein grösseres Anlageareal (Driesch I. 35. II. 4).

Bei annähernd gleicher Stammlänge nimmt mit succesiven Reparationen die Zahl der Tentakeln und der Länge der Anlageareale ab.

Sehr kleine Stammstücke bilden in der oralsten Zone des ur-

sprünglichen Individuums leichter Defektbildungen (nur Rüssel, Doppelrüssel u. s. w.) als weiter aboralwärts. (Driesch I. 35).

Die aboralen Polypen haben stets ein kleineres Anlageareal, weniger Tentakeln und eine längere Entwicklungszeit als orale selbst an gleicher Stelle des Urindividuums. Seltsamerweise aber ist die Entwicklungszeit aboraler Polypen aus sehr weit aboral gelegenen Orten des Urindividuums kleiner als diejenige weiter oralwärts gelegener.

Die Entwicklungszeit aboraler Polypen wird beschleunigt erstens durch ihre schon einmal stattgehabte Bildung am gleichen Individuum und zweitens durch Verhinderung oraler Bildungen (Driesch I. 30).

Eine gewisse Einsicht in einzelne dieser Befunde giebt vielleicht die Ermittlung Morgans (20), dass kleine Stücke junger Stämme geneigter zur Bildung von Defektbildungen sind als solche älterer¹⁾; die oralsten Enden von Stämmen, die wir oben zur Bildung solcher Gebilde besonders geneigt fanden, sind nun stets die jüngsten Stammteile. An jungen Stämmen und Stammteilen fand Morgan weiter das Cönosark viel dünner als an älteren, so dass hier ein Stammstück von der Länge a einem gleichlangen weiter aboralwärts genommenen an Masse lebender Substanz also nicht entspricht; es ist vielleicht „zu klein“ zur Lieferung einer Totalbildung. Andererseits erzielte Morgan Totalbildungen aus den dem Hauptstamm ansitzenden Basen von Seitenzweigen selbst dann, wenn sie kleiner als die kleinsten sonst noch entwicklungsfähigen Stückchen waren.

Was bedeutet nun dieses Alles, das durch, zwar weniger deutliche, Parallelbefunde bei Hydra²⁾ (Peebles I, 1, Rand I., King 2), leicht zu ergänzen wäre, und dem sich auch manche regionale quantitative Differenzen in der Regenerationsfähigkeit bei Anneliden (Morgan I. 8. 19. II. 24) an die Seite stellen?

Es handelt sich im wesentlichen um quantitative Verhältnisse; quantitative Grundlagen müssen wir für ihr Inkrafttreten annehmen. Da das, soweit Tubularia in Frage kommt, nicht die absoluten Quantitäten (Längen) der Stämme als Ganzes sind (deren Einfluss sich auch, aber anders äussert), so müssen es Quantitäten, Quantitätsverschiedenheiten in Bezug auf innerhalb der Stämme obwaltende Faktoren sein. So eben kommt man doch wieder auf „stofflich“ zu nennende

¹⁾ Ich fand schon eine entsprechende Differenz nach den Jahreszeiten, die wohl mit der von Morgan geschilderten zusammenhängt: im Winter kamen mir weniger Defektbildungen vor als im Frühjahr (I. 35).

²⁾ Aber hier bilden aborale Stücke mehr Tentakeln als orale, was nach King mit der Lage der Knospungszone zusammenhängen soll.

Faktoren. Wäre etwa die Dichtigkeit der Cönosarkmasse oral am geringsten um aboralwärts immer grösser zu werden? Die Verhältnisse der aboralen Polypen erheischen jedenfalls ganz besondere Deutungen und bieten dem Verständnis besondere Schwierigkeit. Überhaupt soll mit allem hier an dem gut durchgearbeiteten Beispiel der Tubularia Durchgesprochenen nichts weniger versucht sein, als auch nur den Versuch einer Lösung der fraglichen Verhältnisse zu bieten. Wenn diese Zeilen dazu führen, dass neue Experimente in Richtung auf solche Lösungsversuche erdacht werden, und wenn sie klar gemacht haben, dass wohl so etwas wie innere stoffliche Mittel der Organbildung existieren möchten, so ist ihr Zweck erfüllt.

Bei unseren Erörterungen über die Potenz der Blastomeren war auch von „Stoffen“ im Keim anlässlich des Echiniden- und Tritonkeimes (Driesch 3. 12., Boveri 2. 3., Spemann 2) wiederholt die Rede. Des weiteren wissen wir auch über diese „Stoffe“ gar nichts, ja wir wissen hier nicht einmal, ob wir sie als „Mittel“ oder als „Ursachen“ in unserem Sinne bezeichnen sollen; vielleicht wäre letzteres vorzuziehen, weshalb diese Stoffe denn auch in einem späteren Abschnitt kurz zur Erörterung gelangen sollen.

In wie weit etwa der allgemeine Ernährungsstrom, zumal bei Pflanzen, als quantititätsbestimmendes Mittel bei Differenzierungen angesehen werden könnte, ist in meinen „Organischen Regulationen“ (5), dort wo allgemein von dem weiteren Begriff der „Vermittlung“ (nämlich von Regulationen) gehandelt wird, erörtert worden: ich sprach ihm die Rolle eines Mittels in diesem Sinne zu, jede andere Rolle, also zumal diejenige eines Restitutions auslösenden oder qualitativ bestimmenden Faktors aber ab, da solche Annahme durch nichts gestützt, durch die ontogenetischen Erfahrungen vielmehr direkt widerlegt sei; in anderem Zusammenhange werden wir auf diese Frage noch zurückkommen. Natürlich ist der Säftestrom für ungleiche Quantitätsausprägung an einem Ganzen nur dann verantwortlich, wenn er dessen Teile wirklich in verschiedener Weise trifft, wie das etwa bei Pflanzen der Fall sein mag; für unsere oben erörterten Zwecke nützt er uns nichts.

Ein recht typisches, inneres, stoffliches „Mittel“ zur Differenzierung ist vielleicht bei Bryopsis das Chlorophyll, nach H. Winkler (2) ist es nicht unmöglich, dass die durch Belichtungsänderung hervorgerufene „Umkehr der Polarität“ hier dadurch vermittelt wird, dass das Chlorophyll sich stets nach dem stärker belichteten Ende hinzieht. Dass damit gezeigt wäre, dass nur quantitative differente „Ernährungsverhält-

nisse“ für die Alternative Stämmchen oder Rhizoid massgebend seien, möchte ich zwar, entgegen Winkler, nicht annehmen. Das Chlorophyll, obwohl nur „Mittel“, scheint hier doch etwas Besonderes, Besonderes Ermöglichendes darzustellen (vgl. pag. 916).

e) Aphorismen über Katalyse.

Nachdem durch Ostwald und seine Schule (s. vornehmlich Bredig) das Studium der katalytischen Wirkungen neu belebt wurde, hat man auch versucht, in die Lebensvorgänge mit dem so gewonnenen neuen Rüstzug einzudringen; Loeb (4 und sonst.) und Hofmeister haben zumal, neben Anderen, Formbildungsvorgänge auf katalytische Effekte zurückführen wollen, wobei nicht immer erwähnt ward, dass ich schon 1894 in meiner analytischen Theorie fermentative Wirkungen hypothetisch ins Centrum des Entwicklungsgeschehens stellte und auch schon, wie Hofmeister, versuchte, den successiven Rhythmus der Entwicklung und manches andere an ihr, aus einer successiven „Aktivierung“ von Fermenten und Ähnlichem verständlich zu machen.

Ich sehe jetzt diesen meinen älteren hypothetischen Versuch, wenigstens soweit, als er etwas Grundlegendes, etwas für die Formbildungsphänomene wirklich Elementares leisten will, im wesentlichen für missglückt an. Meine „vitalistische“ Wendung spricht das implicite aus.

Aus solchen Umständen ergibt sich nun für mich die Frage, welche Rolle denn wohl der Katalyse zukommen möchte beim Formbildungsgeschehen, wenn ihr eine eigentlich fundamentale hier nicht zukommt.

Hofmeister spricht davon, dass man 10 Fermente allein aus der Leberzelle kenne; sehr wohl könnten, zumal bei Annahme einer Wabenstruktur des Plasmas, die verschiedenen Fermente typisch gelagert und von einander getrennt sein. Er bringt ferner die „Protofermente“, welche durch Fermente aktiviert werden, um dann wieder gleiches zu besorgen, „in Erinnerung: so entstehe in Wahrheit eine Folge von Fermentgenerationen, wie die Ontogenese sie brauche. Loeb hat sich mehr an einzelne Formgeschehnisse als an ganze Formbildungsabläufe gehalten, aber auch er meint, dass sich Aktivierungen von Fermenten durch Berührung, Sauerstoffmangel u. s. w. morphogenetisch wohl verwenden lassen möchten.

So dürften wir denn also sagen, dass jeder Formbildungsvorgang eben die Aktivierung eines Fermentes zum Ausgang habe? Das würde doch besagen: alle Katalysatoren, die irgendwie in Frage kämen,

seien bereits vor ihrer Aktionschon da, die Ursache (strengsten Sinnes), welche einen Formprozess hervorruft, thäte in Wahrheit nichts anderes als ein solches Ferment „aktivieren“. Man muss zugeben, das erscheint auf den ersten Blick ganz plausibel, und wäre es wohl auch, wenn es nur eine Sache nichts gäbe: die regulativen Restitutionen nämlich, und zwar im besonderen diejenigen, die sich auf Basis harmonisch-aquipotentieller Systeme abspielen: Wenn hier jedes Element Jedes leisten kann, müssten da nicht an jedem Orte alle Fermente beieinander sein, wenn es nur Fermentaktivierungen geben soll? Aber selbst zugegeben, dass solches wegen der Wabenstruktur des Plasmas angeht: Wie sollen die Fermente für das Harmonische der Leistung verantwortlich sein? An und für sich sind sie das doch wohl nicht, es muss doch wohl etwas Besonderes da sein, was sie leitet, was jeder Aktivierung den richtigen Ort anweist; zumal angesichts der proportionalen Verkleinerungsbildungen tritt dieses Postulat hervor. Unter diesem Gesichtspunkte aber sind sie Fermente nichts Elementares, Letztes mehr, selbst nicht, wenn wirklich nur von ihrer „Aktivierung“ die Rede sein, und ihre ursprüngliche Anwesenheit zugegeben werden soll.

Selbst dann schon sind sie höchstens Mittel der Formbildung, nicht mehr, selbst dann schon wird die Art und Weise ihrer „Aktivierung“ problematisch bisweilen, nämlich eben in Regulationsfällen.

Aber verträgt sich denn überhaupt die Annahme des primären Vorhandenseins der Fermente mit den neueren Ansichten über katalytische Prozesse auch um irgendwie? Die katalytische Wirkung soll nur in einer Beschleunigung auch sonst, aber dann sehr langsam, verlaufender Prozesse bestehen: da müssten ja an jedem Orte einer Planaria die heterogensten, einander oft direkt widerstreitenden Prozesse fortwährend gleichermassen, wensschon sehr langsam, ablaufen. Solches führt auf offenen Unsinn!

Es scheint mir also, dass nur in sehr beschränktem Masse, nämlich nur für das eigentlich „normale“ physiologische oder morphogenetische Geschehen von einer primären Anwesenheit und Aktivierung von Katalysatoren vielleicht die Rede sein kann, dass aber, wenigstens, wenn die neuere Auffassung der Katalyse, die ja für eine Folge des zweitens Energiesatzes ausgegeben wird, gehalten werden soll, gewisse Arten regulatorischen Geschehens¹⁾ dazu zwingen, die Neu-

¹⁾ Viele rein physiologische Regulationen werden wohl sehr gut mit der Annahme der Aktivierung schon vorhandener Katalysatoren auskommen, so z. B. die

schaffung von Katalysatoren nach qualitativem und namentlich nach lokalisatorischem Bedürfnis anzunehmen.

Dann aber werden die Katalysatoren natürlich auch, und zwar in fast noch deutlicherem Sinne nur „Mittel“ der Formbildung, geradeso wie Morgans früher (pag. 844 f.) erwähnte Spannungen nicht mehr als höchstens Mittel derselben sind. Das eigentlich für die Effekte, so wie ~~sie sind, Verantwortliche wird auch dann etwas ganz anderes~~, das eben sich ihrer, der Katalysatoren, bedient.

Mit diesen kurzen Ausführungen und mit dem Hinweis darauf, dass in letzter Linie doch auch die „Aktivierung“ von Protofermenten zu eigentlichen Fermenten auf eine Schaffung der letzteren hinauskommt, mag dieser Abschnitt beschlossen sein. Er schliesst mehr als jeder andere die Fundamentalprobleme aller Biologie in sich, Probleme, die bisher noch nicht einmal berührt worden sind.

Was heisst es, dass das formbildende Grundagens im Organismus, von dem wir bisher nur zu wissen glauben, dass es nicht physico-chemisch sei, Katalysatoren, als Mittel, harmonisch lokalisierend schafft? Was geschieht da eigentlich? Man sieht: erst hier sind wir bei dem letzten biologischen Fundamentalgeschehen selbst; hier haben Versuche der sondernden Kernzeichnung im Rahmen der allgemeinen Energetik einzusetzen; hier erwächst der Biologie zumal die Fundamentalaufgabe der Auseinandersetzung mit dem zweiten energischen Hauptsatz. —

Sollen auf dieses vorwiegend Negative und Problematische noch einige positive Andeutungen folgen, so mag bemerkt sein, dass die Beteiligung von katalytischen Wirkungen an Formbildungsprozessen überhaupt gerade durch das Verhalten solcher Phänomene im Anorganischen sehr wahrscheinlich ist: wie namentlich Bredig festgestellt hat, zeigen anorganische Fermentprozesse die Erscheinungen der Beschleunigung durch Wärme und Alkalien, das Phänomen des „Optimums“ und der „Vergiftung“, alles Dinge, die im Biologischen, und zwar gerade bei Formbildungsprozessen, wiederkehren.

3. Einiges über die Mittel sekundärer Regulationen.

Sekundäre Regulationen arbeiten in der grossen Mehrzahl der Fälle mit denselben Mitteln, mit denen Formbildung nicht regulatorischer Art geschieht; konnten doch in Vorstehendem zu wiederholten Malen regu-

Phänomene der Stoffauswahl aus dem Blut seitens der Gewebe u. s. w. Die seltsamen Lokalisationsprobleme des Morphologischen treten hier nicht auf.

latorische Formbildungen beispielsweise herangezogen werden: Zellteilung, Gewebsausbildung, unbekannte innere Stofflichkeiten und katalytische Wirkungen spielen hier gerade so ihre Rolle wie in der Ontogenese, und Wärme und Licht, gewisse osmotische und chemische Aussenbedingungen können hier gerade so notwendige Faktoren sein wie dort.

Es giebt aber eine Gruppe morphologischer Regulationserscheinungen, bei denen eine Art von gestaltenden Mitteln zur Verwendung kommt, die sich normal und ontogenetisch nur selten und ausnahmsweise findet: das ist die mittelst D e s t r u k t i o n oder R e d u k t i o n geschehende Gruppe: so kann, um nur einige Beispiele wieder zu nennen, (vergl. pag. 830 f.) der Pharynx in Planarienbruchstücken, für die er zu gross ist, aufgelöst werden, so finden sich zahlreiche Reduktionen bei Tubularia und Hydra, und so konnte ich (11) jüngst für Clavellina die totale Reduktion der Organisation des Kienenkorbcs feststellen. Normal ontogenetisch stehen diesen Erscheinungen unter anderem namentlich die Metamorphose der Insekten und Amphibien zur Seite.

Ich habe (11, 13) alle mittelst D e s t r u k t i o n geschehenden Regulationen in definitive und in Durchgangs-Reduktionen gesondert, je nachdem mit der Reduktion das eigentlich regulatorische Geschehnis beendet ist (Resorption anormal gelagerter Tentakeln bei Hydra, einiges bei Tubularia u. s. w.), oder auf die zuerst eingetretene Reduktion erst das eigentlich positiv regulatorische Geschehnis gefolgt (Ersatz des grossen Pharynx der Planaria durch einen kleineren; Wiederauffrischung des reduzierten Kiemendarmes zu neuer kleiner Ascidie u. s. w.).

Aber noch eine andere Einteilung der Reduktionsgeschehnisse nahm ich vor, die sich mit der eben genannten nicht den Gruppen nach deckt, sondern mit ihr ineinander greift: Es giebt einmal Prozesse, bei denen eine vorhandene Organbildung einfach zerstört, aufgelöst wird, sodass endlich nur noch Trümmer von ihr vorhanden sind, die dann, mit oder ohne Phagocyten, im Dienste des Ganzen, gleichsam als Nahrung, verwendet werden: hierher gehört die Auflösung ungehörig liegender Hydranthen bei Pfropfungen der Tubularia (Driesch 13), wohl auch die Rückbildung abnorm gelagerter Tentakeln der Hydra, ferner sehr viele der ontogenetischen Reduktionen. In allen solchen Fällen wird man nicht allzu fern gehen, wenn man sich die Reduktion mit katalytischen (histolysierenden) Mitteln vor sich gehen denkt, mit Katalysatoren, die natürlich von einem anderen Unbekannten da und dort „aktiviert“ oder geschaffen (s. pag. 876 f.), jedenfalls als Mittel verwendet werden. Diese Fälle bieten uns also wohl in Hinsicht der Mittel keine wesentlich neuen Probleme.

In anderen Fällen aber besteht das Reduktionsgeschehen nicht in einer blossen Destruktion, einer blossen Zerstörung: die reduzierten Elemente, meist also Zellen, bleiben als solche lebend bestehen, sie sind nur desorganisiert, entdifferenziert: bei *Clavellina*, aber auch bei vielen Geschehnissen an *Tubularia* schien mir das vornehmlich der Fall zu sein; im einzelnen bleibt hier fast noch Alles zu untersuchen.

Hier mag nun auch Katalyse ihre Rolle als Mittel spielen, aber wir benötigen hier Mittel für mehr als für den einfachen Prozess einer Zerstörung: es scheint in der That, als vermöge bei solchen regulatorischen Reduktionen, die nicht blossen Zerstörungen sind, der Organismus gewisse seiner Differenzierungsprozesse rückgängig zu machen, ja dieselben geradezu umgekehrt verlaufen zu lassen.

So tritt denn hier also das Problem auf, ob es umkehrbare (reversible) Prozesse im strengen Sinne der Energetik im Bereich der Lebensgeschehnisse gebe, eine Frage die ohne Beziehung auf Einzelthatsachen von Ostwald schon einmal aufgeworfen und verneint, von Loeb (4) auf Grund gewisser, aber wenig gestützter, Befunde bejaht worden ist.

Die Prozessumkehrung bei regulatorischen Reduktionen wäre natürlich ein Mittel in unserem Sinne.

VI. Von den Ursachen der Formbildung.

Was unter Ursache im Gegensatz zum Mittel hier verstanden sein soll, ist oben erörtert: diejenigen Formbildungsfaktoren, welche Ort und Qualität der Resultate oder wenigstens ersteren bestimmen, sollen also hier behandelt werden. Auch von den Schwierigkeiten, die allen diesen Begriffen anhaften, ist oben geredet worden; sie werden sich uns praktisch an mehreren Stellen des Folgenden offenbaren.

Noch weniger als in früheren Abschnitten wird es hier angehen, primäre Differenzierungsgeschehen von sekundären Regulationsvorgängen scharf zu trennen. Doch sollen letztere immerhin nur soweit in extenso herangezogen werden, als sie eben auch Differenzierungen sind. Diejenigen als Ursache zu bezeichnenden Faktoren dagegen, welche die Regulation als Ganzes überhaupt hervorgerufen, sollen kurz gesondert in einem Anhangsabschnitte zur Sprache kommen.

1. Gegebene strukturelle Ursachen.

Alle Schwierigkeiten der Unterscheidung von Mittel und Ursache treten in diesem Eingangskapitel am schärfsten hervor: Wenn irgend

eine gegebene strukturelle Eigenheit des sich differenzierenden Gebildes einen Formbildungsprozess in Gang setzt, so kann man, selbst wenn sie sich mit Wahrscheinlichkeit als eigentlich ortsbestimmend erweist, gegen ihre Bezeichnung als „Ursache“ den Einwand erheben, dass sie doch nichts neu Hinzugetretene sei, dass dieses neu Hinzugetretene vielmehr in einem durch den Ablauf der vorhergegangenen Prozesse gesetzten anderen Zustand des Differenzierungsobjektes selbst bestehe; das Charakteristikum des Neuhinzugekommenen aber müsse wenigstens in irgend einer Form der „Ursache“ eignen. Die logische Zulässigkeit dieses Einwandes bis zu einem gewissen Grade anerkennend (s. o. pag. 821) möchte ich ihn doch nicht für entscheidend halten, um auf die Bezeichnung mancher gegebenen strukturellen Eigenheiten als Ursache zu verzichten: man bedenke, dass dieser Einwand ja im Grunde nicht vielmehr besagt als der Satz „ohne Reaktionsfähigkeit keine Reaktion“, und dass auch, wenn z. B. das Licht in deutlicher Weise Neubildungen, zugleich ortsbestimmend, hervorruft, es solches, mag es auch lange vorhanden gewesen sein, doch immer erst von dem Augenblick an vermag, wo das Objekt lichtempfindlich geworden ist. Der Faktor des „Empfänglichwerdens“, mit der prospektiven Potenz eng verknüpft, spielt also auch bei rein äusseren „Reizen“ seine Rolle.

Man sieht, wie eine nähere logische Erörterung der Verhältnisse auch hier wieder unmittelbar auf eine Theorie des Geschehens überhaupt führen würde; für sie aber ist hier nicht der Ort.

Nun könnte an zweiter Stelle noch eingewendet werden, dass wahre „Mittel“ unseres Sinnes doch auch ortsbestimmend sein könnten, indem eben nur dort, wo sie anwesend seien, der in Frage stehende Vorgang möglich sei: dem erwidern wir kurzerhand, dass wir eben dann, anstatt „Mittel“, vorziehen „Ursache“ zu sagen.

Sei doch überhaupt auch an dieser Stelle noch einmal allgemein auf das bis zu einem gewissen Grade Willkürliche aller unserer Kausalitätsunterscheidungen hingewiesen: in voller Strenge ist Ursache für einen Effekt die Gesamtkonfiguration aller für ihn notwendigen Faktoren. Um uns die Übersicht zu erleichtern, trennen wir diese; und obschon die Basis für diese Trennung zum Teil gewiss in den Sachverhältnissen liegt, neigt die Sonderung doch praktisch stets zu einer gewissen Künstlichkeit, und zwar umsomehr, je gleichwertiger gewisse Faktoren für das Zustandekommen des Endeffektes erscheinen.

Um nunmehr zugleich zum Konkreten überzugehen, so sehen wir keinen zwingenden Grund, warum wir nicht die durch meine (3, 12) und Boveris (2, 3) Arbeiten für das Seeigellei, durch Spemanns (2)

Untersuchungen für das Ei von Triton, um von wichtigen älteren Angaben z. B. von Crampton (I. 1) abzusehen, bekannt gewordenen Bauspezifitäten als Differenzierungsursachen bezeichnen sollten. Gerade die Möglichkeit der Teilung der vegetativen Bildungspole beim Seeigelkeim zeigt die ortsbestimmende Wertigkeit jener Struktureinheiten besonders klar. Aber gerade in diesem Falle spricht gegen ihre Bezeichnung als blosses Mittel auch noch besonders der Umstand, dass, wie die Entnahmeversuche, also etwa die Experimente über Entwicklung von $\frac{1}{4}$ -Blastomeren, gezeigt haben, der Boverische Farbring nicht überall dort, wo er ist, Formbildung derselben Art im Gefolge hat, sondern dass nur die durch ihn bestimmte Axialrichtung es ist, welche solche lokal determiniert: wäre das nicht so, handelte es sich um durchgängiges Zusammenfallen der Orte des Farbstoffringes und der Orte von Differenzierungen gleicher typischer Art, so müssten die echt vegetativen $\frac{1}{4}$ -Larven je einen ebenso grossen Darm und ebenso viel Mesenchym erhalten wie die $\frac{1}{4}$ -Keime, denn beide Keimarten besitzen gleich viel des Mikromerenfeldes und jenes Ringes.

So äussern sich denn also, wenigstens im Seeigelei, die gegebenen Strukturen lediglich nach Art dessen, was man gewöhnlich „Polarität“ nennt, und damit erscheint ihre Bezeichnung als „Ursache“, soweit solches überhaupt angeht, als gerechtfertigt.

Mit der Diskussion der Determination der ersten Differenzierungen des Seeigelkeimes seitens seiner Baudifferenzen ist leider schon fast alles erschöpft, was in unserer Frage an Keimen neu ermittelt worden ist. Schon Spemanns Versuche gestatten keine so intime Erörterung, und Weiteres giebt es überhaupt nicht.

Dagegen liegen über die Frage der sogenannten „Polarität“ an ausgewachsenen Objekten eine Reihe von Ergebnissen vor, die natürlich dazu zwingen, sekundäre Geschehnisse in den Kreis der Betrachtung zu ziehen.

Selbst wenn man die „Polarität“, wie man sagt, „aufheben“ kann, ein Satz, der ja in Strenge eigentlich besagt, dass Polarität eben nicht existiere, bleiben gewisse Differenzen der Pole, meist freilich nur quantitativer Art, oft doch bestehen: so sind an Tubularia die aboralen Polypen, wenn sie sich auch nach einmaligem Verlauf ungefähr ebenso schnell wie orale bilden, doch kleiner und tentakelärmer, (Driesch I, 35, II, 4); so konnte King (2) durch Pfropfung zwar den Fusspol von Hydren zur Bildung von Tentakeln veranlassen, aber nur wenn das aufgepfropfte Stück sehr klein war, und es gelang Morgan (7, 16) die Umkehr der Polarität an Planaria nur dann, wenn er den Kopf dicht hinter dem

Gehirn abtrennte, dann allerdings erzielte er echte Janusbildungen. Die Befunde von Hazen (1) am Regenwurm harmonisieren mit Kings Ergebnissen.

Besonders seltsam erscheinen bei Tubularia offenbar jene schon genannten Ergebnisse, wonach unter aboralen Polypen diejenigen, welche sehr aboral sind, sich rascher bilden als weniger weit aboral im gleichen Urindividuum sich bildende.

Freilich zeigen uns alle diese Ergebnisse über mögliche „Umkehr“ der Polarität ja eigentlich diese letztere gerade nicht als ortsbestimmend, wodurch sie dann wieder zu einem „Mittel, in unserem Sinne, und zwar zu einem solchen von der allerunbekanntesten Art würde (siehe pag. 872 f.). Eigentlich ortsbestimmend ist Polarität offenbar nur, wo sie gerade nicht „umkehrbar“ ist.

Übrigens ist die allen diesen Dingen anhaftende Unsicherheit ja auch schon darin zum Ausdruck gekommen, dass dieselben einschlägigen Fakta meist sowohl im Kapitel über die unbekannten inneren Stoff- und Strukturmittel, wie nun auch hier kurze Erwähnung gefunden haben.

2. Richtungsreize.

Neue Untersuchungen, die recht eigentlich auf den Nachweis der Beteiligung von Richtungsreizen an der Ausgestaltung tierischer Formen ausgingen, liegen nicht vor. Das positiv Ermittelte betrifft vielmehr nur Gelegenheitsbeobachtungen oder Dinge, die mit unseren Problemen nur in losem Zusammenhang stehen.

Wichtiger als alles dieses erscheint dagegen etwas Anderes, nämlich ein fundamentaler Angriff, den der Begriff des Richtungsreizes, wenn schon zunächst lediglich in der Form der Chemotaxis, darin erfahren hat, dass man seine Existenz als primäres Überphänomen in Frage zog. Ohne diesen Angriff hier eingehend erörtern zu wollen womit wir unsere selbstgesteckten Grenzen gar zu weit überschreiten würden, sehen wir uns doch genötigt, die Grundlage seines Gedankenganges kurz zu skizzieren.

Jennings hat in einer Reihe mustergültiger Untersuchungen gezeigt, dass eine grosse Zahl Species von Infusorien, Flagellaten, Bakterien einen fest fixierten „Motor-Reflex“ besitzen: wie und wo auch immer ein Reiz diese Organismen treffen mag, sie entsprechen ihm mit derselben festen Bewegungsreaktion oder Bewegungsreaktionsfolge; eine Beziehung der spezifischen Örtlichkeit des Reizes zur Richtung der Reaktion besteht dabei durchaus nicht. Alle

Erscheinungen des sogenannten Chemotropismus zumal sollen bei diesen Formen nur komplexe Resultantenwirkungen sein, sich daraus ergebend, dass von Anderem abgesehen, z. B. bei Übertritt von saurem Medium in neutrales oder von neutralem in alkalisches, aber nicht umgekehrt, die motorische Reaktion ausgelöst wird, was notwendigerweise eine Ansammlung der Versuchsobjekte in dem sauren, beziehungsweise neutralen Medium zur Folge haben muss. Als eigentliche „Richtungsbewegung“ existiert also Chemotaxis nicht.

Es liegt kein Grund vor, an den tatsächlichen Angaben von Jennings zu zweifeln; seine Arbeiten machen einen äusserst sorgfältigen Eindruck.

Woran wir aber zweifeln möchten, das ist die Ausschliesslichkeit ihrer Geltung, welche übrigens der Autor selbst niemals mit voller Ausdrücklichkeit, wohl aber ihr zuneigend ausgesprochen hat¹⁾.

Unsere Gründe für diesen Zweifel sind vorwiegend die folgenden:

Phototaktische wahre Richtungsbewegungen sind an höheren freilebenden Tieren, z. B. an Daphniden, mit Sicherheit festgestellt, ebenso, z. B. seitens Pearls in Jennings Laboratorium, elektrotaktische. Die gerichteten Wachstumsbewegungen sind ferner in allen Formen, auch in Form des Chemotropismus (z. B. bei Pilzhypen nach Miyoshi u. a.) über allen Zweifel erhaben, ganz abgesehen davon, dass hier eine Degradierung der Phänomene zu blossen Kollektiveffekten der Natur der Sache nach ausgeschlossen ist.

Damit scheint die Möglichkeit, dass es im Ontogenetischen, das uns hier ja allein interessiert, nicht nur tropische, sondern auch taktische wahre Richtungsbewegungen, im Dienste der Formausgestaltung stehend, gäbe, unseres Erachtens trotz der Jenningschen Ergebnisse nicht ausgeschlossen.

Jennings hat nur an Organismen mit typischen Bewegungsorganen und typischen Richtungen des Baues experimentiert; nackte, ungerichtete Plasmaorganismen, z. B. Amöben, müssen auf echte Chemotaxis hin untersucht werden, wobei man an die gelungene Nach-

¹⁾ In einer sehr wichtigen Studie (Amer. Journ. Physiol. 8. 1902. pag. 23) hat neuerdings Jennings Ergebnisse mitgeteilt, die seine gesamten Ermittlungen in wesentlich anderem Licht erscheinen lassen: infolge der von ihnen erzeugten Wasserströmungen werden schwimmende Infusorien von allen Reizen, mit Ausnahme strahlender, tatsächlich immer an derselben Körperstelle getroffen. Jener seltsame Satz, dass keine Beziehung zwischen Ort des Reizes und Richtung der Reaktion bestehe, gilt also nicht. Echte Taxis auf geleitete Reize kann es danach bei Infusorien gar nicht geben; aber bei ihnen erzielte Befunde sagen über das Verhalten anders gearteter Wesen auch gar nichts aus.

ahmung der Chemotaxis mit anorganischen Körpern seitens R h u m b l e r s (2) denken wird, selbst wenn man durch sie, wie wir es thun, das in Rede stehende Phänomen nicht für physikalisch erklärt hält, und wobei auch die Bewegungen der Metschnikoffschen Phagocyten nicht unbeachtet bleiben dürfen.

Übrigens habe ich schon oftmals davor gewarnt, sich etwaige taktische Phänomene an embryonalen Zellen ohne weiteres als chemotaktische zu denken. Der Begriff der Taxis im allgemeinen, der Richtungsbewegung, ist naturgemäss viel weiter als derjenige der Chemotaxis, und würde selbst völlig unbekanntes Neues („Vitales“) einschliessen können. —

Das Wenige, was an Thatsachen zur Frage gerichteter Bewegungen bei Formausgestaltungen vorliegt, geht ausschliesslich sekundär regulatorische Vorgänge an.

Vor allem wichtig erscheint hier der Befund Forsmanns, dass sich regenerierende centrale Nervenenden nicht in den Bahnen geringsten Widerstandes auswachsen, sondern in der Richtung ihrer Wachstumsbewegung durch einen von der degenerierenden Nervensubstanz ausgehenden Reiz bestimmt werden: man kann sie veranlassen an abnorme Orte zu gelangen, wenn man Strohhalbstücke mit zerriebener Hirnsubstanz in den Körper des Versuchsobjectes, selbstredend dem peripheren Orte des auswachsenden Nerven sehr genähert, einfügt; die Nervenstämme wachsen dann in diese hinein.

In Verfolg der Pfropfungsversuche von Joest (I.) hat Rabes an Lumbriciden festgestellt, dass sich die Centralnervensysteme selbst bei einer Drehung bis zu 90° noch vereinigen, er verweist dabei auf Forsmann. Auch die sekundäre Vereinigung von Gefässen konnte Rabes wieder konstatieren; bei Drehung um 180° verwachsen Rücken- und Bauchgefäss der Partner, Kollateralen regulierten in diesem Falle wahrscheinlich den Kreislauf.

Es ist klar und schon früher (I) anlässlich des sogenannten „Cytotropismus“ von Roux betont, dass von eigentlicher Richtungsbewegung, also auch von Chemotaxis, nicht wohl die Rede sein könne, wenn Reizquelle und Gereiztes gleiche Qualitäten besitzen. Dieser Einsicht zufolge wird man bei den Versuchen Forsmanns und vielleicht auch bei den Pfropfversuchen, daran denken können, dass die zerfallenden peripheren Nervenenden, eben weil sie degenerierende, also sich qualitativ anders verhaltende sind, die Reizquelle für die auswachsenden Teile abgeben können, falls man nicht, wenigstens für die Ergebnisse von Rabes vorzieht, eine gewisse „Polaritäts-“Verschiedenheit der freien

Enden der Nervenstämme, die eine qualitative Verschiedenheit einschlösse, im Spiel sein zu lassen. —

Eine gewisse Art gerichteter Bewegungen der Zellkerne konnte Nestler, im Verfolg älterer Tangl'schen Arbeiten, bei der Wundheilung der höheren Pflanzen auffinden: bis in die fünfte Zellschicht hin zeigten sich die Kerne derjenigen Zellwand angelagert, welche der Wundfläche am nächsten lag („Traumatropismus“). An ältere bekannte Untersuchungen von Haberlandt und Korschelt wird man hier erinnert; auch neuere deskriptive Befunde Rhumblers (4) an Blastomeren von Nematoden gehören vielleicht hierher¹⁾; neuerdings (5) ist von diesem Forscher eine physikalische Erklärung des Wanderns der Kerne an die Bedarfsorte versucht worden.

In Beziehung zu den Nestler'schen Ergebnissen steht vielleicht die Thatsache, dass, nach Massart, die periphersten unter den verletzten Zellschichten bei Wunden an Phanerogamen stets senkrecht auf die Wunde zuwachsen, selbst wenn sie dabei Drehungen zu vollziehen haben. —

Eine Ermittlung von Ritter und Congdon an Mikrostoma endlich stellt wohl den reinsten neu bekannt gewordenen Fall einer formbildenden Richtungsbewegung dar: wenn, wie oben (pag. 831) geschildert, den im Beginn der Durchschnürung befindlichen Individuen künstlich eine abnorme Teilungsebene aufgezwungen wird, findet neben den anderen oben genannten sekundär-regulatorischen Vorgängen ein Wandern der örtlich nun nicht mehr passenden Gehirnanlagen an weiter vorn gelegene, unter den neuen Bedingungen richtige, Orte statt. Was hier den Reiz abgibt, ist natürlich ebenso unbekannt, wie in meinem Versuche (I, 24) mit den Mesenchymzellen der Echiniden oder wie in allen den Fällen, die von Herbst (I, 4) hypothetisch auf Rechnung der Beteiligung von Richtungsreizen gesetzt worden sind. —

Mit der Bemerkung, dass nach Bitter (1) richtende Reize (chemischer Art?) an der Ausgestaltung des Netzes von Mikrodiction beteiligt sind, mag dieser so viele offene Fragen bergende Abschnitt beschlossen sein. —

3. Formative Reize.

Im weitesten Sinne ist als formativ jeder Reiz zu bezeichnen, der irgend etwas sich als gesondertes Formgebilde Kennzeichnendes hervorruft, also auch das bestehende Formgebilde verändert.

¹⁾ Vgl. auch R. W. Hoffmann, Zeitschr. wiss. Zool. 72. pag. 657.

Im engeren Sinne der Entwicklungsphysiologie können aber naturgemäss nur solche Formativreize hier eingehendere Erwähnung finden, durch welche der normale Aufbau des Organismus realisiert wird. Immerhin wollen wir den Begriff hier nicht gar zu eng fassen: wir wollen nämlich nicht darauf den Nachdruck legen, dass der Ausgang des Formaufbaues nun gerade das Ei oder eine normale Adventivknospe oder derartiges sein müsse, sondern wollen in etwas allgemeiner Weise alles das als Formativreiz im entwicklungsphysiologischen Sinne behandeln, was sich in Bezug auf Differenzierung, also in Bezug auf Entstehung sichtbarer Mannigfaltigkeit, um mit Roux zu reden, äussert. Solche Differenzierungen giebt es natürlich auch im Rahmen sekundär-regulatorischen Geschehens:

Die Frage der Auslösung sekundären Geschehens überhaupt wird dagegen nur anhangsweise, wie schon oben (pag. 880) angedeutet, kurz zur Sprache kommen, und ebenso werden wir einige Bemerkungen über formumwandelnde Reize in einen kurzen Anhang verweisen.

Als Einteilung der differenzierenden Formativreize ergibt sich ungezwungen diejenige in äussere und in innere. Aus rein praktischen Gründen der Übersichtlichkeit und ohne dass damit eine besonders tiefe Einsicht angestrebt würde, sei ferner eine gewisse Art der Gliederung der inneren Formativreize versucht. Als ein Element eben dieser Gliederung wird sich auch die sogenannte „funktionelle Anpassung“ dieses Mal darstellen, nachdem im vorigen Referate, in welchem sie eine besondere Hauptgruppe der Einteilung darstellte, der Beweis geführt worden ist, dass sich die unter diesem Namen befassten Phänomene ungezwungen als Formativreizeffekte („Morphosen“) verschiedener Art auffassen lassen. Roux' (1) Einwendungen gegen mein Vorgehen erscheinen mir unbegründet; was ich im einzelnen über dieselben zu sagen habe, wird am gegebenen Orte seine Stelle finden.

A. Äussere Formativreize.

Aus botanischem Gebilde seien einige besonders lehrreiche neu ermittelte Fälle wenigstens kurz erwähnt.

In Verfolgung gewisser früherer Versuche von Rosenvinge fand H. Winkler (1), dass bei *Cystosira barbata* die erste Teilung des Eies durch den Lichteinfall derart bestimmt wird, dass die Rhizoiden stets auf der Schattenseite entstehen. Absolut notwendig ist aber das Licht zur Keimung nicht, dieselbe erfolgt auch in der Dunkelheit, nur langsamer; es wäre interessant zu wissen, welcher Faktor in diesem Falle

richtungsbestimmend wirkte. Eine etwa vierstündige Einwirkung des Lichtes ist zur Fixierung der Differenzierung notwendig, aber dann ist dieselbe, wie bei *Marchantia* nach Pfeffer, definitiv und nicht mehr umkehrbar, obwohl sichtbare Differenzierungen erst etwa 12 Stunden später auftreten. Auf nur 2—3 Stunden einer bestimmten Lichtrichtung ausgesetzte und dann um 180° gedrehte Eier hat die spätere Richtung des Lichtes den determinierenden Einfluss, wobei es schien, als wäre die Keimung etwas verlangsamt. Es liegt nahe, angesichts dieser Versuche an Stahls Experimente mit Sporen von *Equisetum* zu denken. Ob in beiden Fällen, was Herbst vermutete, die Lichtwirkung im Grunde eine phototaktische ist, oder ob etwa die an der Belichtungsseite gesteigerte Assimilation der letzteren ein formativ massgebender Faktor sei, lässt Winkler unentschieden.

Auch eine wichtige Experimentaluntersuchung an der Alge *Bryopsis* verdanken wir dem ebengenannten Forscher (2); angeblich entgegen Noll (I), der thatsächlich in seiner bekannten Arbeit nicht nur für *Caulerpa*, sondern auch für Winklers Objekt eine Photomorphose aufdeckte¹⁾, findet Winkler hier folgende Abhängigkeit vom Licht: „wird eine wachsende Stammspitze oder Wurzel unserer Pflanze von intensivem Licht getroffen, so wächst sie orthotrop als Stämmchen weiter, ist das Licht dagegen nur schwach, positiv geotropisch als Rhizoid.“ Es ist hier also nicht die Lichtrichtung, sondern die Belichtung als solche, welcher ein formdeterminierender Einfluss zukommt. Dabei ist nicht ohne Interesse zu bemerken, dass dieser Einfluss sowohl bei blossem Weiterwachsen schon vorhandener, wie bei der Wiedererzeugung verlorener Teile sich äussern kann; in letzterem Falle hat er eventuell „Heteromorphose“ im Gefolge, welchem Begriff aber hier nur die sehr allgemeine Bedeutung einer „Polaritätsumkehr“ (s. o. pag. 882) zukommt. — Auch hier wie bei *Cystosira* erwägt Winkler, ob etwa die Chlorophyllkörner die Vermittler der formativen Lichtwirkung sein möchten: sie wandern in den stärker belichteten Teil und es vermehren sich die Chloroplasten hier auch wohl stärker, die Anwesenheit von Chlorophyll in grösserer Menge aber hat stärkere Ernährung zur Folge. So möchte schliesslich, meint Winkler, in Ernährungsdifferenzen der letzte Grund für die Ausbildung eines Pflanzenteiles zur Fieder oder

¹⁾ Wie Noll (2) bemerkte, ist das Missverständnis wohl durch einen Druckfehler auf pag. 467 seiner Siphoneenarbeit von 1888 („Geotropismus“ statt „Heliotropismus“) verschuldet; ich denke, noch mehr dadurch, dass er ohne nähere Zusätze von „umgekehrten Exemplaren“, von Einsenkung „mit der Spitze nach unten“, von „inverser Lage“ redet. Daraus den Schluss auf Barymorphosen zu ziehen lag nahe, obwohl allerdings immer nur allgemein von „äusseren Faktoren“ geredet wird.

zum Rhizom gelegen sein. Einige Bedenken an der hier bloss quantitativen Ernährungs differenzen zugeschriebenen formativen Bedeutung können wir nicht unterdrücken; die Chloroplasten dürften höchstens Mittel in unserem Sinne sein (s. dazu oben p. 875 f.). —

Bei *Padina Pavonia* gelang Bitter (2) durch rückseitige Beleuchtung eine teilweise Umkehrung des Baues, wenigstens soweit die Richtung der Aufrollung der Randspirale in Betracht kam; zur Feststellung histologischer Befunde waren die bearbeiteten Exemplare zu jung. Im Gegensatz zu dieser Photomorphose lassen sich junge Sprossfäden dieser Form durch dauernden Kontakt in verzweigte Rhizoiden umwandeln.

Eine deutliche Barymorphose entdeckte Noll (4) beim Studium des eigenartigen zapfenartigen Stammorgans, welches zur Befreiung der Cucurbitaceenkeimlinge aus der Samenschale dient: es kann an allen Flanken des Wurzelhalses gleichermassen entstehen; hervorgerufen wird es, durch den Gravitationsreiz, an der jeweiligen Unterseite; bei senkrechter Stellung der Wurzel tritt an Stelle des Zapfens ein Ringwulst in der betreffenden Zone auf; in Konkurrenz mit dem Schwerkraftreiz wird die Entstehung des Zapfens auch, bei gekrümmtem Mutterorgan, durch eben die Krümmung und zwar auf der konkaven Seite ausgelöst. Durch geeignete Versuchsanordnung können Gravitation und Krümmung gesondert zur Hervorrufung je eines Zapfens veranlasst werden; im Normalen ist ihre Wirkung gleichsinnig.

Mit der Erwähnung einer Arbeit von Nordhausen über Asymmetrie und Anisophyllie nähern wir uns dem Ende dieser botanischen Einleitung: der genannte Autor fand eine ziemlich schwer analysierbare gemischte Wirkung von Licht, Gravitation und inneren Faktoren; Wiesners Arbeiten über den gleichen Gegenstand sind bekannt („Exotrophie“ u. a.).

Vöchtings erste Knollenarbeit (1) ermittelte weniger äussere Formativeffekte als Resultate über Potenzverteilung und über die Inszenierung regulativen Geschehens überhaupt, sie ist darum früher genannt und wird später noch einmal von uns erwähnt werden. Ebenso werden wir auf seine Arbeit (2) über die Keimung der Kartoffelknolle in anderem Zusammenhang näher eingehen, und wollen hier nur die äusseren Resultate derselben kurz erwähnen, dass nämlich von mit Vortrieben versehenen Knollen bei niedrigerer Temperatur lediglich Knollen, bei höherer Laubspresse erzeugt werden, dass geringere oder grössere Wasserzufuhr entsprechend wirkt, dass aber verschiedenen Quanten von

Sauerstoff kein formativer Einfluss zukommt. Die früheren Befunde über die Wirkung der Belichtung sind hierdurch ergänzt worden.

Endlich mag Nolls (1) Entdeckung, dass Seitenwurzeln und Seitenmycelien stets nur an der konkaven Seite gekrümmter Hauptwurzeln und Hauptmycelien entstehen, hier kurz genannt sein; die von ihm daraus wie aus dem erwähnten entsprechenden Befund (4) an Kürbiskeimlingen gezogenen Folgerungen werden an späterer Stelle ihre Erörterung finden.

Mit dem Beschluss dieser botanischen Einleitung haben wir nun leider das gesamte Kapitel über äussere, formative Reize so gut wie beschlossen, denn des an tierischen Organismen neu Ermittelten ist hier ausserordentlich wenig.

Am bedeutsamsten erscheint die Angabe von Hazen (3), dass abgetrennte Stücke der Aktinie *Sagartia* ohne Rücksicht auf ihre überkommenen Axialbeziehungen durch die Gravitationsrichtung (oder durch Kontakt) bei Ausbildung ihrer neuen Eigenachse bestimmt werden.

Loeb (4) hat angegeben, dass die Hydranthen von *Campanularia* eine Rückbildung erfahren, wenn sie mit festen Körpern in Berührung sind, ohne aber, wie es scheint, die Natur dieses Prozesses hinreichend sicher gestellt zu haben, und Morgan (12) hat aus Versuchen an *Antennularia* eigentlich nur geschlossen, dass sich bisher nichts Sicheres über die Faktoren angeben lässt, die es bestimmen, ob Stolonen oder Sprosse aus freien Wundflächen dieser Form hervowachsen; im übrigen sei für *Antennularia* auf eingehende frühere Versuche von Loeb (I, 2) und auf eine kurze Angabe von mir (in I, 30) hingewiesen.

Nach Peebles (2) wird bei *Pennaria*, nicht aber bei *Eudendrium*, durch Kontakt die Reparation von Stolonen an Stelle von Hydranthen ausgelöst, während die Schwerkraft auf beide Formen ohne Einfluss ist (vergl. auch Loeb [I, 5]).

Im Anschluss an diese aphoristischen Angaben mag endlich nachtragend bemerkt sein, dass schon Lendenfeld 1883 die später oft beschriebene abnorme Stolonenbildung bei Hydroiden unter „ungünstigen Bedingungen“, d. h. im Aquarium, beobachtete; über die allgemeinen Bedingungen ihres Auftretens überhaupt wissen wir, abgesehen von den Fällen, wo Kontakt eine Rolle spielt, immer noch nicht viel mehr, mag auch über ihr Verhalten nach der Entstehung (Tropismen) manches ermittelt sein (s. voriges Referat). — Noch weniger als über festsitzende Tiere ist über freilebende in unserer Frage ermittelt, sodass hier nur das eine zu erwähnen ist, dass Wolff (1) eine Beteiligung der Schwerkraft für die Lokalisation der Linsenregeneration im Tritonauge aus-

schliessen konnte; bei gelähmten und dann in Rückenlage gehaltenen Tritonen entstand die neue Linse doch vom morphologisch-oberen Rand der Iris aus. —

b) Innere formative Reize.

Neben einer nicht eben sehr erheblichen Zahl von Experimentaluntersuchungen liegt uns für diesen Abschnitt das reiche Material vor, welches Herbst (5) in seiner Schrift „Formative Reize in der tierischen Ontogenese“ kritisch durchgearbeitet hat; dem durch diese Arbeit Ermittelten kommt zum mindesten hohe Wahrscheinlichkeit, zum Teil wohl geradezu Sicherheit zu. Selbstverständlich können die Erwägungen von Herbst hier nur in Kürze wiedergegeben werden, sie werden dabei den Gliedern unserer Einteilung jeweils zugeordnet, also mit den Ergebnissen anderer Forscher vermischt, zur Besprechung gelangen. Wir ziehen naturgemäss die Herbstsche Arbeit, die in gewissen Abschnitten den Charakter eines Lehrbuches hat, nur soweit in Betracht, als sie entweder eignes Neues oder Altes in neuer eigener Beleuchtung bringt.

α) Kontakt und Verwandtes.

Im vorigen Bericht ward bereits mitgeteilt, dass Herbst die Arm-bildung des Echinidenplutei durch einen von den Skeletanlagen ausgehenden Reiz induziert sein lässt: keine Skeletanlagen — keine Arme und soviel Anlagen (abnormerweise bis zu fünf) — soviel Arme, das sind die beiden Beweise dieses Satzes.

In der Entstehung der Augenlinse des Wirbeltierauges glaubt nun Herbst einen neuen Fall eines formativen Kontaktreizes, dem eine gewisse unbekannte chemische Reizung assistieren mag, gefunden zu haben: die sich der Epidermis anlagernde primäre Augenblase soll eben durch dieses Anlagern den Reiz zur Linsenbildung abgeben. Eine besondere Stütze dieser Auffassung bietet die Erscheinung der Cyklopie: nur eine (mediane) Augenblase bildete sich und auch nur eine Linse. Ferner lehren eine Anzahl pathologischer Fälle, dass, wenn die Vorderhirnblase rudimentär bleibt, und die Bildung von Augenblasen unterlassen wird, auch keine Linsen entstehen. Auch die von Born gelegentlich seiner Verwachsungsversuche ermittelte Tatsache, dass durch Zerteilung der einen Augenblase in zwei an der entsprechenden Seite auch zwei vollständige Augen mit je einer Linse hervorgerufen werden und noch manches Andere wird von Herbst zur Stütze seiner Ansicht verwertet.

Unabhängig von Herbst ist auch Spemann (3) zu der Ansicht gekommen, dass sich wohl die Augenlinse infolge eines von der Augenblase ausgehenden Reizes bilden möge, und er versuchte, diese Ansicht experimentell zu erhärten: durch Operation verringerte er die Masse des später augenbildenden Keimbezirkes in sehr frühem Stadium; in der That berührte bei den operierten Objekten die Augenblase später nicht die Epidermis, und es unterblieb auch die Linsenbildung.

Man wird zugeben, dass die kritischen Erörterungen von Herbst auf der einen, die Experimente Spemanns auf der anderen Seite vortrefflich miteinander harmonieren und es wohl auszusprechen gestatten, dass in der Entstehung der Linse in der That ein neuer Fall eines Formativreizes aufgefunden sei.

Anhangsweise verdient erwähnt zu werden, dass die Einbuchtung der primären Augenblase zur sekundären auch bei den operierten Objekten erfolgte, also von der Berührung des Hautepithels unabhängig ist.

Als weiteres Beispiel formativer Reizwirkung sucht Herbst die Entstehung der Sinnesepithelien und Tastkörperchen nachzuweisen; diese Gebilde sollen durch das Heranwachsen der sensiblen Nerven in ihrer Ausbildung bestimmt werden. Im Anschluss an Koelliker und Szymonowicz wird die Genese der Stiftchenzellen der Seitenlinie der Kaulquappe und der Tastorgane des Entenschnabels erörtert. Doch handelt es sich hier zunächst nur um einen Schluss nach dem Schema *post ergo propter hoc* und Versuche, für die Herbst einige Ausblicke eröffnet, sowie eindeutige teratologische Daten fehlen zur Zeit. Durchschnidungen mit nachfolgender Degeneration der Endorgane lehren zunächst naturgemäss nur die Notwendigkeit der Nerven für deren Erhaltung; auch die von Veraguth beschriebene interessante Missbildung, bei der in der Schnecke des Ohres die Sinnes- und Stützzellen zugleich mit dem Nervus cochlearis fehlten, spricht nach Herbst zwar mit grosser Wahrscheinlichkeit, aber nicht mit völliger Sicherheit dafür, dass hier der Nerv jene Zellen formativ beeinflusst habe; es wäre immerhin noch möglich, dass sie erst sekundär degeneriert seien.

In besonders eingehender Weise wird von Herbst „die Abhängigkeit der Entstehung der Muskeln von den aus den Spinalganglien stammenden Nerven behandelt, und zwar unter anderem auf Grund des Materials, das in einer Arbeit E. H. Webers aus dem Jahre 1851 niedergelegt ist: drei Fälle, einer davon von Weber, zwei von Alessandrini geschildert, in denen bei Säugetierembryonen mit fehlenden Rückenmarksteilen und Nerven auch die Muskeln der zugehörigen Gebiete durchaus fehlten, bilden die Basis der Erörterung. Dass nicht

etwa sekundäre Degeneration schon vorhanden gewesener Muskeln vorliegt, wird plausibel gemacht. Nach Aufwerfen der Frage, ob die motorischen Nerven hier die formativen Reizquellen darstellen könnten, und nach Hinweis auf die von Carl Sachs entdeckten sensiblen Nervenfasern der Muskeln, wird der formative Charakter der motorischen Nerven verneint, vornehmlich auf Grund von Missbildungen, bei denen, trotz völligen Fehlens der motorischen Wurzeln, die Muskeln doch normal vorhanden waren. Der formative Charakter der sensiblen Nerven auf die Muskelentstehung wird dagegen, nach sehr eingehender Diskussion verschiedener teratologischen Fakten, für höchst wahrscheinlich erklärt, und den Schaperschen Versuchen (I) wird ihre scheinbare Gegenstellung zu dieser Auffassung genommen durch die Bemerkung, dass bei seinen Objekten, die allerdings normale Muskulatur aufweisen, nur die Vorderhornzellen des Rückenmarks völlig atrophisch waren.

Muskeldegeneration nach Durchschneidung motorischer Nerven beweist natürlich zunächst in Strenge nur ihre Notwendigkeit für die Muskelerhaltung; aber, davon abgesehen, sind fast alle Durchschneidungsversuche am Ischiadicus, also an einem gemischten Nerven angestellt worden, sodass man nicht weiss, welcher Bestandteil der massgebende war. Wo man aber rein motorische Nerven durchschnitt, war die Muskeldegeneration nicht grösser, als einfach auf Rechnung des Ausfalls der Funktion („Inaktivitätsatrophie“) zu setzen ist: auch das spricht für eine, hier zwar nur erhaltende, Bedeutung gerade der sensiblen Elemente.

Für alles Einzelne, namentlich auch für die Auseinandersetzung mit Versuchen Kirbys, der sogar eine Regeneration verletzter Muskeln nach Nervendurchschneidung beobachtet haben will¹⁾ muss auf das äusserst sorgfältig und scharf ausgearbeitete Herbstsche Original verwiesen werden.

Auf alle Fälle wird man eine ziemlich hohe Wahrscheinlichkeit auch diesen Resultaten der Herbstschen Gedankengänge zuerkennen; abgesehen davon sind sie als kritische Grundlage künftiger Versuche äussert wertvoll.

Die Arbeit von E. H. Weber ist jüngst, ohne Hinweis auf Herbst, auch von E. Neumann entwicklungsphysiologisch verwertet worden, bis zu einem gewissen Grade mit gleichem Ergebnis; doch ist die Analyse hier nicht so weit wie bei Herbst geführt und ist namentlich auf

¹⁾ Herbst wendet gegen Kirby ein, dass einmal die Muskeln wohl nur sehr wenig verletzt, dass also die Regenerationerscheinungen nur sehr geringfügig gewesen seien, und dass ferner die Versuchszeit zur Entscheidung über eventuelle Degeneration zu kurz sei.

die Frage nach den motorischen und sensiblen Muskelnervenfasern nicht eingegangen worden¹⁾).

Worin in allen hier namhaft gemachten Fällen einer formativen Wirkung eines Embryonalteils auf den anderen das eigentlich auslösende Etwas besteht, das wissen wir nicht; Kontakt mag eine Rolle dabei spielen; aber etwas Anderes spielt sicherlich auch eine Rolle. Die letzt-erörterten Phänomene, die Nervelementen eine formative Rolle zuwiesen, haben uns nun übergeleitet zu einer etwas geschlosseneren Gruppe von Formbildungserscheinungen, nämlich zu solchen, bei denen nervösen Centren die Rolle einer formativen Reizquelle zukommt.

β) Nervöse „Centren“ als formative Reizquelle.

Die wichtigen Untersuchungen von Herbst über heteromorphotische Regeneration bei Krebsen bildeten den Ausgang für einen Einblick in die Bedeutung, welche Nervencentren bei Bestimmung des Charakters regenerativer Prozesse, also im weiteren Sinne von Formgestaltung, haben können.

Herbst (1. 2.) hatte bei Palämon und ähnlichen Formen gefunden, dass ihr mitsamt dem Stiel abgeschnittenes Auge durch ein Antenne ersetzt wird, dass aber ein neues Auge regenerativ entsteht, wenn nur das alte Auge entfernt, der Stiel aber belassen wird. Da im Augienstiel dieser Formen die Augenganglien liegen, vermutete er, dass eben diese für den Ausfall des Regenerationsresultates verantwortlich seien, und konnte seine Vermutung durch folgende Entdeckungen stützen: Porcellana ist zwar stielaugig, trägt aber das Augenganglion nicht in Stiel: in der That regenerierte sie nach Exstirpation des Auges mitsamt dem Stiel neue Augen; stets Augen wurden ferner von allen untersuchten sitz-ägigen Krebsen neu gebildet; was aber vor allem ins Gewicht fällt, ist die Thatsache, dass auch Palämon, wenn man ihm nur das Auge amputiert, aus dem belassenen Stiel aber das Ganglion herauszieht, kein Auge, sondern eine Antenne wieder bildet (6). Durch alle diese Befunde erscheint es in der That als bewiesen, dass der verschiedene Regenerationsausfall nicht durch verschiedene regenerative Potenzen in verschiedenen Höhen des Augenstieles, sondern eben durch An- und Abwesenheit der Augenganglien bedingt wird.

¹⁾ Neumann nimmt 3 Phasen in der Entstehungsgeschichte der Muskeln an: hervorgerufen wird ihre Entstehung von Nerven, ihre embryonale Ausbildung geschieht unabhängig von ihnen, im postembryonalen Leben ist wieder eine („trophische“) Abhängigkeit vorhanden. — Schapers Versuch wird die Beweiskraft abgesprochen, da er in die zweite Phase falle.

Inwiefern liegt nun in diesen Befunden eine formative Reizwirkung vor? Als eigentlich auslösend erweist sich das Ganglion offenbar nicht, vielmehr nur als effektqualitätsbestimmend: es geschieht in jedem Falle etwas, mag es da sein oder nicht. Herbst (5) weist auf seinen Begriff des „Umschaltungsreizes“ (I. 5.) hin; nach näherer Diskussion dünkt es ihm aber am wahrscheinlichsten, eine Art Wettstreit des Ganglieneinflusses, um dieses Wort zu gebrauchen, anzunehmen, derart, dass die Ganglien überhaupt die restituierenden Formprozesse qualitätsbestimmend beeinflussten, dass aber solcher Einfluss sich seitens des der Wunde nächst gelegenen Ganglions eigentlich realisiere. Fehlt das Augenganglion, so sei das Antennenganglion das nächste, sein Einfluss träte also, gleichsam vikariierend, ein.

Weitere Untersuchungen werden berufen sein, Klarheit in diese Dinge zu bringen. Es ist klar, dass in den Herbstschen Versuchsergebnissen etwas dem Ähnliches vorliegt, was de Vries einst Dichogonie nannte. Es sei mir deshalb gestattet, an dieser Stelle kurz auf die neuerdings (5) von mir vertretene Auffassung der Dichogonie hinzuweisen. Während ich früher und noch im vorigen Referate glaubte, in der Dichogonie eine Sondererscheinung und in den bei ihr sich äussernden Reizfaktoren nicht eigentlich ontogenetisch-differenzierende, sondern gleichsam die ontogenetische Reaktionsbasis beeinflussende und auf eine Spezifität der Reaktion gleichsam abstimmende Reize erblicken zu müssen, denke ich jetzt, dass sich alles begreiflich einfacher gestaltet, wenn man den Begriff der Dichogonie in seiner Sonderstellung fallen lässt und die bei der so benannten Erscheinung auftretenden Reize doch den echt differenzierenden zuzählt. Eben deshalb erfordert hier auch die „Dichogonie“ keinen gesonderten Abschnitt mehr. Das Sonderkriterium von dichogonen Erscheinungen beruht, so meine ich, nur auf der eben „zwei“-fachen Potenz der Systeme, die ihnen zu Grunde liegen; dass sich aber stets etwas, nämlich das Eine oder das Andere als Effekt äussert, das beruht, wie ich denke, auf dem Charakter der differenzierenden Reize, die in Dichogoniefällen eben derart beschaffen sind, dass, wenn der Reiz A nicht wirkt, stets ein anderer, und zwar nur ein anderer Reiz zur Stelle ist, der entweder bloss als Non-A oder aber als B charakterisiert ist. Das letztere, ein stets vorhandener Ersatz des A durch ein B, würde ohne weiteres nach der Herbstschen Auffassung in seinen Untersuchungsfällen vorliegen; ein Non-A läge dagegen anscheinend vor, wenn, wie z. B. bei der Alge *Bryopsis* (s. o. pag. 888) in Licht ein Gewisses, in Dunkelheit (= Nicht-Licht) ein gewisses Anderes in Erscheinung tritt. Natürlich kann logisch genommen, ein Nicht-A

kein „Reiz“ sein¹⁾, sachlich ist durch Realisierung gewisser Umstände das Erörterte aber doch möglich, etwa indem das Licht gewisse für den Effekt y notwendige und bei Dunkelheit vorhandene Stoffe zerstört, während es gleichzeitig für den Effekt x notwendige Stoffe schafft. In aller Strenge würde dadurch das Verhältnis A:Non-A dann freilich auch in das Verhältnis A:B umgewandelt sein.

Kein sogenanntes „dichogones“ Verhältnis, kein „Entweder so — Oder so“, sondern ein „Entweder — oder nicht“ liegt nun in einigen anderen neu ermittelten Befunden über den Einfluss von Nervencentren auf regenerative Prozesse vor.

Wolff (1) teilt in seiner Linsenarbeit kurz mit, dass die hintere Extremität von Triton sich nicht regeneriert, wenn jede nervöse Verbindung derselben durchaus aufgehoben wurde; auch bleibt nach Vornahme solcher Operation eine einmal eingeleitete Regeneration unvollendet. Damit harmonieren gewisse, vom Autor selbst freilich anders gedeutete, Befunde Barfurths: die Schwanzspitze von Tritonen wird zwar auch nach Durchtrennung des Centralorgans stets regeneriert, aber hier ist sie doch offenbar mit ihrem Teil desselben noch verbunden; dagegen bilden die Wundflächen abgeschnittener Extremitäten nach Exstirpation ihrer Nerven nur kleine Wundheilungsknospen mit nachfolgender Degeneration ohne jede Differenzierung. Diese Verhältnisse werden wohl seitens Wolffs eine eingehende Behandlung erfahren²⁾.

Von R. Monti (2) wird eine Beeinflussung der Regenerationsfähigkeit von Polycladen durch das Hirn auf Grund des Befundes, dass sich kleinere Stücke, wenn sie Hirnsubstanz enthalten, doch rascher regenerieren als grössere ohne solche, hypothetisch ausgesprochen. Es harmoniert mit ihren Befunden die Angabe Lillies (3), dass die Triclade Dendrocoelum nur von ihrem vorderen Körperdrittel aus, also wenn sie das Hirn besitzt, den Kopf regeneriert. Freilich leistete, wie bekannt, die verwandte Form Planaria nach Morgan u. a. von beinahe jedem Körperteil aus jedes Erdenkliche, aber hier haben, wie die von Lillie ergänzten bewegungsphysiologischen Versuche Loebs und

¹⁾ Noll (3) denkt hier anders und will Nichtlicht als solches als positiven Reiz angesehen wissen; ich denke aber, man wird bei letzter Durchdenkung der Verhältnisse sich doch meiner Darlegung anschliessen müssen.

²⁾ Neuerdings (3) spezifiziert Wolff seine Angaben wie folgt: Wird nur das zugehörige Rückenmark zerstört, so regenerieren sich die Hinterfüsse; wird das ganze entsprechende Wirbelsäulenstück entnommen, so tritt zur Entscheidung über die Einleitung von Regeneration der Tod zu früh ein, es wird dann aber jedenfalls eine bereits eingeleitete Regeneration sistiert, bis neue nervöse Verbindungen hergestellt sind; letzteres Faktum wird aus wiederhergestellter Erregbarkeit erschlossen.

Parkers zeigten, die Kopfganglien in weit geringerem Grade die Bedeutung wahrer „Centren“ als bei jener Form¹⁾. Vielleicht haben, wie Lillie meint, die Befunde auf beiden Forschungsgebieten in der That engere Berührungspunkte, als wir zur Zeit wissen.

Endlich hat Morgan (19, 24) jüngst einen neuen Versuch an *Allolobophora* ausgeführt, der auf die Wichtigkeit des Nervensystems für Regenerationsvorgänge hinweist: Es wurden einige vordere Segmente entfernt, so wenige jedoch, dass Regeneration nach vorn zu erwarten war²⁾, dann wurde noch das Bauchmark auf eine kurze Strecke hin extirpiert. Als Resultat ergab sich, dass niemals ein neuer Kopf am absoluten Vorderende neugebildet wurde; in einigen Fällen dagegen entstand ein solcher an der Stelle, wo jetzt das Bauchmark sein absolutes Vorderende besass. Wurde die Bauchmarkextirpation nicht im Anschluss an die vordere Wunde, sondern entfernt von ihr vorgenommen, sodass also das Nervensystem zwei Vorderenden besass, so konnten zwei Köpfe regenerativ entstehen³⁾.

Dieser Versuch erscheint wohl neben dem Herbstschen von grösster Wichtigkeit. Aber auch in jenen anderen Befunden liegen jedenfalls Ansätze zu einem Einblick vor in die formative Bedeutung, die in offenbar ziemlich weitem Umfang den nervösen Centren für Differenzierungsphänomene zukommt.

Dem allen steht nun freilich eine neuerdings von Bethe kurz veröffentlichte Angabe entgegen: Dieser Forscher sah, beim Hund und Kaninchen, periphere vom Centrum getrennte Stumpfe des Ischiadicus zunächst der Degeneration verfallen, dann aber sich von den Schwannschen Scheiden aus bis zu völliger Wiederherstellung der Funktion regenerieren, wobei mit Sicherheit die Verbindung mit dem Centrum noch nicht wiederhergestellt war. Nach wiederholter Durchschneidung des regenerierten Stumpfes degenerierte wieder nur dessen peripheres Ende. Es zeigt sich hier also ganz und gar kein Centreinfluss, wohl aber der Einfluss einer gewissen Polarität. —

Künftige Forschung wird alle die so gewonnenen Ansätze aufzuklären und widerspruchlos zu machen haben.

¹⁾ Dass übrigens auch bei *Planaria* das vor den Augen gelegene Körperstück durchaus nicht restitutionsfähig ist, wird von Monti (1) in entsprechender Weise auf Rechnung des Mangels von Nervenzellen im allervordersten Ende dieses Wurmes gesetzt.

²⁾ *Allolobophora* regeneriert, wie *Dendrocoelum*, nicht mehr nach vorn, wenn die Entnahme vorderer Segmente einen gewissen Grad übersteigt. Der Grund hierfür dürfte aber wohl hier nicht, wie vielleicht bei der genannten *Triclade*, in Verhältnissen des Nervensystems liegen.

³⁾ Im Gegensatz zum Nervensystem erwies sich der Darm ohne Einfluss auf die Regeneration.

Dass nicht für alle Differenzierungen, ja auch nicht für alle Restitutionsprozesse, nervöse Formativreize nötig sind, wissen wir ja ohnedies; es genügt an meine Befunde an *Clavellina* (11) zu erinnern; sowohl die obere wie die untere Hälfte des Kiemenkorbes vermag sich hier zur kleinen Ganzascidie umzuformen, obwohl nur die obere im Besitz des Ganglions ist.

Ein auf anderen Gebieten, z. B. bei der Erforschung der Potenzen von Blastomeren, so oft begangener Fehler wird hoffentlich der Erforschung der nervösen Formativreize erspart bleiben. Wie man dort nicht sagen durfte: weil das Ctenophorenei sich anders verhält als das Seeigellei, deshalb sind die Befunde an dem einen oder anderen Ei falsch, so wird man auch hier nicht sagen dürfen, dass Fälle, wo Centren keine formative Rolle spielen, solche Fälle, für die eine solche Rolle nachgewiesen ist, „widerlegen“.

Nervöse Einflüsse auf Formbildung sind natürlich nur zu studieren, dort wo sie vorliegen; aber hier wird ihr Studium nicht dadurch gestört, dass sie wo anders fehlen. Im Gegenteil: diese Thatsache des Bald-Fehlens, Bald-Vorhandenseins wird gerade ihre eigentliche tiefere Bedeutung erkennen lassen. —

Zum Beschlusse dieses Abschnittes mag noch auf die deskriptiv-teratologische Arbeit Zingerles als eventuelle Materialquelle hingewiesen sein: er schliesst aus seinen Defektbefunden, dass Störung der Entwicklung der Hirnbläschen auch solche der Medulla nach sich ziehe, dass alle Fasersysteme, deren Ursprungszellen fehlen, nicht vorhanden sind, dass allgemein die einzelnen Teile der zu Systemen zusammengetretenen Neuronenkomplexe formativ abhängig voneinander seien u. s. w.; insbesondere nimmt er einen formativen Einfluss des Epithels des Centralkanal des Rückenmarks auf die Hinterstränge an. — Durch eingehende Analyse der Arbeit Zingerles wie verwandter Untersuchungen möchte sich wohl manches analytisch Wertvolle ergeben. Doch ist naturgemäss hier nicht der Ort für solches weniger kritische, als selbständig schöpferische Vorgehen.

γ) Die Geschlechtsdrüsen als formative Reizquellen.

Dass die Entnahme der Geschlechtsdrüsen eine Reihe von seltsamen Vorgängen am Organismus hervorrufen kann, weiss man seit langem; man weiss auch, dass die Effekte dieser „Kastration“ sich leider meist recht widersprechend darstellten. Meist handelt es sich um ein Zurücktreten der betreffenden sekundären Sexualcharaktere oder auch um ein Auftreten der sekundären Charaktere des anderen Geschlechtes.

Es ist das Verdienst von Herbst (5), in seiner schon mehrfach genannten Arbeit die grosse Fülle des vorliegenden Materials gesichtet und etwas Klarheit in die Sache gebracht zu haben. Die umfassenden Schilderungen Rörigs (I. u. II) über seine Befunde an Cerviden sind vor allem von Herbst kritisch verwertet worden, aber daneben findet sich teratologisches und klinisches Material in weitestem Umfang berücksichtigt.

An dieser Stelle ist es nicht möglich, den vielfach verschlungenen Beweisführungen unseres Autors im einzelnen nachzugehen; mehr noch als gelegentlich der anderen von ihm behandelten Probleme muss hier auf Studium des Originals verwiesen sein.

Nur die allgemeinsten der von ihm gewonnen Resultate wollen wir hier mitteilen:

„Die sekundären Sexualcharaktere können sich ohne das Vorhandensein der entsprechenden Geschlechtsdrüsen zu entwickeln beginnen; zur vollständigen normalen Ausbildung derselben ist aber das Vorhandensein der entsprechenden Keimdrüsen und zwar in funktionierendem Zustande unerlässlich.“ „Die Geschlechtsdrüsen rufen also die sekundären Sexualcharaktere nicht hervor, sondern fachen deren Entwicklung nur an, sodass sie normal bis zu Ende verläuft.“ „Abgesehen von dieser positiven Wirkung üben nun aber die funktionierenden Keimdrüsen noch eine negative aus: sie verhindern, dass die sekundären Sexualcharaktere des entgegengesetzten Geschlechtes in Erscheinung treten.“

Der negative Befund von Oudemans, dass nach Kastration des *Falters Ocneria dispar* die sekundären Charaktere doch vollständig auftreten, erklärt Herbst aus dem zu späten Zeitpunkte der Operation. Er weist auf die Befunde von Pfeffer und H. Winkler hin (s. o. pag. 888), welche zeigen, dass auch bei Pflanzen Reizinduktionen schon lange vor ihrem Sichtbarwerden fixiert sein können.

Bezüglich der Abhängigkeit der äusseren Genitalien von den Keimdrüsen kommt Herbst, speziell für die Vertebraten, zu folgenden Schlüssen:

„Die Anwesenheit weiblicher Geschlechtsdrüsen verhindert die Entwicklung der äusseren Genitalien bis zum männlichen Typus“; aber der Zeitpunkt dieser Hemmung ist fixiert; tritt sie, weil die Ovarien noch nicht genügend entwickelt waren, nicht rechtzeitig ein, so gestaltet sich der männliche Typus weiter aus. Aus dem Gesagten folgt ohne weiteres, „dass die Ausbildung des männlichen Typus auch ohne Hoden mehr

oder weniger weit vor sich gehen kann.“ Zur vollständigen Ausbildung des männlichen Typus sind aber doch die Hoden erforderlich.

Die Wichtigkeit des Zeitpunktes der formativen Wirkung unterscheidet diese Befunde von den über die Ausbildung der sekundären Sexualcharaktere mitgeteilten.

Hinsichtlich der Beziehung der Keimdrüsen zu den Leitungswegen liegen besonders komplizierte Verhältnisse vor: Die Geschlechtsgänge werden jedenfalls nicht durch die Keimdrüsen ausgelöst, zu ihrer vollständigen Entwicklung sind sie aber notwendig; die Entwicklung der Gänge des anderen Geschlechtes wird gehemmt; ein bestimmter Zeitpunkt der Wirkung, also seine Bindung an ein bestimmtes Entwicklungsstadium, scheint auch hier eine Rolle zu spielen.

δ) „Funktionelle Anpassung.“

Dieses, wie von uns (I.) begründet, dem von den Formativreizen handelnden Abschnitt einzureihende Kapitel kann dieses Mal recht kurz gestaltet werden; es liegt nur wenig Neues über funktionelle Anpassung vor¹⁾.

Die Arbeiten Gebhardts bieten in grosser Fülle deskriptives Material über den der Funktion entsprechenden Bau von Zähnen und Knochen; Experimentelles bieten sie nicht, sind vielmehr den älteren Studien von Schwendener, Haberlandt u. a. auf botanischem Gebiete an die Seite zu stellen; alle derartigen Arbeiten liefern eine Art teleologischer Histologie.

Fuld hat sehr jungen Hunden die Vorderbeine exartikuliert; er erwartete, dass infolge der dadurch notwendig gewordenen hüpfenden Bewegung die Hinterbeine einen kanguruhartigen Bau annehmen würden. Doch waren an den fünf überlebenden Objekten nur sehr geringfügige Änderungen in der erwarteten Richtung zu konstatieren: das Längenverhältnis von Tibia zu Femur war ein wenig²⁾ zu Gunsten ersterer verschoben und von den Muskeln waren die Strecker des Hüftgelenkes und die Adduktoren des Oberschenkels bei den Versuchsobjekten etwas stärker als bei normalen Hunden entwickelt. Ein grosser Teil der Fuld'schen Arbeit beschäftigt sich deskriptiv mit dem Bau der Extremi-

1) Die im vorigen Referat nach Pfeffer-Hegler gemachte Angabe, dass durch Zug gestärkte Pflanzenstengel sogar Gewebsarten ausbilden, welche den betreffenden Species normalerweise fehlen, ist jetzt nach Küster dahin zu berichtigen, dass unter den genannten Umständen wohl örtlich, aber nicht spezifisch fremde Gewebsarten entstehen können.

2) Aus der Tabelle VIIa ergeben sich im Mittel 5,8%, wobei der sehr früh verstorbene Hund Nr. 10 nicht mitgezählt ist; wird dieser mitberücksichtigt, so ergeben sich nur 2,6%.

täten an sich in besonderer Art bewegenden Tieren, treibt also eine Art teleologischer Anatomie¹⁾.

Für die allgemeine Kritik des teleologischen Sammelbegriffs der „funktionellen Anpassung“ möge der Leser auf die eingehende Darstellung im vorigen Referate und auf meine „organischen Regulationen“ verwiesen sein; durch Roux' (1) neueste Polemik werde ich nicht veranlasst, irgend etwas Wesentliches an meiner Auffassung zu ändern. Dass ich „alle gestaltlichen Nebenwirkungen der Funktionierung“ auch als funktionelle Anpassung bezeichnet haben soll, dürfte schwerlich ein unbefangener Leser aus meinem Referate entnommen haben²⁾.

Wichtig erscheint unter dem von Roux polemisch Vorgebrachten die Mitteilung der Thatsache, dass er die Mägen von Stopfgänsen und von mit Körnern gefütterten Gänsen untersucht und dabei gefunden habe, „dass der Muskelmagen der Körnergans trotz deren viel geringeren Gewichtes das Drei- bis Vierfache dessen der Stopfgänse wog, und viel dickere und festere Schleimhautauskleidung besass.“ Diese Versuche seien schon vor anderthalb Decennien ausgeführt. Wie konnte ich sie aber kennen, wo sie doch nie publiziert sind? Natürlich erscheinen die Angaben von Brandes (I) jetzt wieder ihrer allgemeinen Bedeutung entkleidet. —

Man könnte die Frage aufwerfen, ob die Erscheinungen der funktionellen Anpassung hier zu Recht unter den inneren formativen Reizen abgehandelt werden. Mechanische z. B. beim Gehen ausgeübte Effekte haben letzthin sicherlich eine äussere Quelle, auch Nahrung ist ein „äusserer“ Faktor. Andererseits kommen aber z. B. bei den Gehbewegungen auch wieder viele innere Druckkomponenten in Betracht, und viele sonst bei funktionellen Anpassungen wirksame Faktoren sind sicherlich innere. Soll doch überhaupt unsere ganze Einteilung der formativen Reize nur der leichteren Übersichtlichkeit dienen und nicht eigentlich einen tiefen Wert haben. Da mögen denn kleine Ungenauigkeiten hingehen.

Im Anschluss an die seltsame Thatsache, dass die morphologischen

1) Meine Kritik der „funktionellen Anpassung“ im vorigen Referat glaubt Fuld mit der Bemerkung abthun zu können, Roux habe ihn darauf aufmerksam gemacht, dass sie unzutreffend sei (!). Mich dünkt, es wäre im Interesse seiner eigenen Arbeit gewesen, wenn er mein „unzutreffendes“ Referat wenigstens selbst gelesen hätte.

2) Org. Regul. pag. 194 steht wörtlich: „Bei der von Roux sogenannten funktionellen Anpassung sollte ein Organ durch Funktionsausübung seiner Elemente von eben diesen funktionierenden Elementen aus gestärkt und dadurch noch tauglicher zum Funktionieren gemacht werden“. Genau dasselbe sagt auf pag. 637 seiner Polemik Roux selbst.

Anpassungsleistungen im Cambium der Phanerogamen gerade von solchen Zellen ausgehen, welche nicht in Funktion sind, stellte ich jüngst (5) die Frage zur Diskussion auf, ob auch wohl bei der funktionellen Anpassung von Drüsen und Muskeln manche Verstärkung gerade von nichtfunktionierenden, indifferenten Elementen geleitet werde. Dann würde, so sagte ich, keine Anpassung „durch und damit an“ die Funktion, sondern nur eine solche „an“ besser „zu“ der Funktion statthaben. Es ist klar, dass die von uns hier behandelten Phänomene dadurch um so seltsamer erscheinen würden.

e) Über die eigentliche Natur innerer formativen Reize.

Es ist zur Zeit unmöglich, die Frage nach der eigentlichen Natur der inneren Formativreize, d. h. nach präziser Kennzeichnung desjenigen elementaren Faktors, der eigentlich den Reiz wahrhaft darstellt, auch nur einigermaßen genügend zu beantworten; in einem späteren Kapitel, das von der Auslösung des Regulationsgeschehens handeln wird, soll sie noch einmal auf allgemeinerer Basis aufgeworfen werden; hier sei nur der enge Bereich eigentlich ontogenetischer Phänomene berücksichtigt. Handelt es sich um blosser Auslösung durch Kontakt, so mag man sich immerhin einstweilen dabei beruhigen, zu sagen, dass der Reiz eben in Berührung bestehe. Aber wann ist solches in einfacher Weise der Fall? Oftmals wird Chemisches der Berührung assistieren, und davon durchschauen wir zur Zeit gar nichts. So neigt schon für den scheinbar einfachen Fall der Auslösung der Linsenbildung Herbst (5) der Annahme zu, dass hier nicht Kontakt allein wirke, da nämlich das Ektoderm von der Augenblase auf eine grössere Entfernung hin berührt werde, als Linsenbildung stattfindet; solches lasse auf eine gewisse Spezifität des Reizes schliessen.

Über die formative Wirkung der Nervencentren sind wir naturgemäss erst recht im Dunklen, soweit die Frage nach der eigentlichen Natur des Reizes in Frage kommt. Ist doch schon die physiologische Bedeutung der Centra neuerdings (Loeb, Bethe) recht schwankend geworden.

In Hinsicht des Einflusses der Keimdrüsen können wir wenigstens einiges Negative mit leidlicher Sicherheit aussagen: Wird hier die Wirkung stofflich, durch den Saftstrom vermittelt? So nahe es zu liegen scheint, daran zu denken, so sind doch von Herbst einige gewichtige Bedenken dagegen vorgebracht worden: ein von Max Weber beschriebener Fink besass links weibliches Gefieder und Ovarien, rechts männliches Gefieder und Hoden, und andere Fälle von „Hermaphroditismus verus lateralis“

sowie sonstige Bedenken schliessen sich dem an. Durch den Blutstrom hätten doch offenbar die form tiven Stoffe an beide Körperseiten gelangen müssen. Also selbst hier, wo die Verhältnisse einfach zu liegen scheinen, thun sie es nicht.

Die schon im vorigen Referat genannte Beobachtung Ribberts (I. 5), dass Milchdrüsen auch nach ihrer Transplantation am unrechten Ort rechtzeitig funktionieren, mag hier wieder zur Diskussion gestellt sein, und auch auf die sogenannte innere Sekretion von Pankreas und Schilddrüse sei die Aufmerksamkeit wieder gelenkt. (Vgl. hierzu Hansemann.) In meiner theoretischen Schrift habe ich die hierher gehörigen Fakten vielleicht als gar zu problematisch behandelt: dass Exstirpation des Pankreas Diabetes, solche der Schilddrüse Kachexie und Myxödem veranlassen, kann als sicher gelten.

Eine Arbeit von Fränkel und Cohn, nach der es möglich erscheint, dass das Ovarium, beziehungsweise das Corpus luteum bei Kaninchen nötig sei, um den Uterus zur Anheftung des Eies vorzubereiten, gehört wohl in diesen Zusammenhang.

Freilich ist bei allen diesen Dingen über die fragliche chemische Vermittelung des Effektes noch gar nichts ohne weiteres ausgemacht; bekannt ist in dieser Hinsicht nichts und die Fütterungsergebnisse mit Organbrei oder Extrakten gelten allgemein als höchst problematisch. So nützen uns also alle diese Dinge, abgesehen davon, dass sie sich meist auf Erhaltung resp. Störung des normalen Zustandes, nicht auf seine Herstellung beziehen, für unsere Frage nach der wahren Natur der formativen Reize nicht viel.

Ja, wir müssen am Schlusse dieses ganzen Abschnittes wohl noch einen weit grösseren Mangel unserer Ausführungen offen eingestehen, nämlich diesen, dass wir unsere Definition des formativen Reizes als qualitäts- und ortsbestimmender „Ursache“ nur recht schwankend eingehalten haben; namentlich bei den von Nervencentren oder Genitalien ausgehenden Formativreizen spielt die Ortsbestimmung des Effektes eigentlich nur eine recht geringe Rolle, und wir könnten wohl nicht gerade viel Stichhaltiges erwidern, wenn Einer hier von notwendigen inneren Mitteln, aber nicht von Ursachen reden wollte. Doch wollte (pag. 821 f.) unser Kausalitäts-Schema ja eben nur ein Schema, zu praktischen Zwecken, nämlich der Übersichtlichkeit wegen, geschaffen sein, und wir sind die letzten, die Bedenklichkeiten, die jeder Schematisierung hier erwachsen, leugnen zu wollen. Eine nicht eigentlich kausale, sondern rein funktionale Darstellung, bei der alle jene Bedenken wegfielen, würde aber eine geringere Anschaulichkeit zur Folge gehabt haben.

4. „Selbstdifferenzierung“.

Wenn erkannt wurde, dass ein sich differenzierendes System in seiner Ausgestaltung von gewissen äusseren oder inneren Faktoren zwar abhängig, von anderen aber unabhängig sei, kann man sagen, dass es sich in Bezug auf diese letzteren durch „Selbstdifferenzierung“ (Roux) entwickele. Der relative und negative Charakter des Begriffes der Selbstdifferenzierung ist oftmals, und auch in dem vorigen Referate, von mir erörtert wurden. Untersuchungen über Selbstdifferenzierung sind der Natur der Sache nach stets nur Voruntersuchungen; durch Einengung der Fragestellung können sie von Bedeutung sein¹⁾.

In einer teratologischen Arbeit Veraguths über das Centralnervensystem, die leider die vorliegenden entwicklungsanalytischen Ergebnisse sehr einseitig berücksichtigt²⁾, sind viele Beispiele von Selbstdifferenzierung in unserem Sinne beschrieben worden; dass sich aber an mindestens einer Stelle aus dem mitgeteilten Material auch Positives ergibt, ist oben (pag. 892) dargelegt worden. Übrigens tritt Zingerle den Angaben Veraguths mehrfach entgegen (s. o. pag. 898) und behauptet strikte Selbstdifferenzierung nur für das Gliagewebe im Verhältnis zur Nervensubstanz.

Auch Schapers (1) ältere Versuche an Amphibienlarven scheinen doch nicht in so einwandfreier Art „Selbstdifferenzierungen“ aufgedeckt zu haben, wie es den Anschein hatte: oben auf pag. 893 f. haben wir Näheres darüber beigebracht. —

Durch Transplantationsversuche wird naturgemäss ein reiches Material in Hinsicht der Einsicht in Nicht-Abhängigkeitsverhältnisse von Differenzierungsgeschehnissen beigebracht.

Hierher gehören Arbeiten von Crampton (2) an Lepidopteren, von Rabes an Lumbriciden, von Hargitt (1), Peebles und Hazen (8) an Hydroiden: die Partner der Pfropfobjekte entwickeln sich je in ihrer Weise weiter, Polaritätsunterschiede in Hinsicht der Schwierigkeit der

¹⁾ Durch Roux (1) erfahre ich jetzt, dass ich den Begriff der Selbstdifferenzierung „jahrelang bekämpft“ habe. Angesichts der Thatsache, dass ich im Jahre 1893 eine Experimentaluntersuchung über Selbstdifferenzierung ausführte und dem Begriff in meiner „Analytischen Theorie“ (1894) einen Sonderabschnitt widmete, erscheint das etwas seltsam.

²⁾ So schätzbar es ist, wenn entwicklungsanalytische Beiträge von Medizinern geliefert werden, so wünschenswert wäre es andererseits doch, wenn solche Forscher die gesamte entwicklungsphysiologische Litteratur wenigstens einigermaßen berücksichtigen wollten. Sonst können uns derartige Arbeiten nicht weiterbringen. Für Veraguth existiert die ziemlich erhebliche Menge der Litteratur von 1890—1900 nicht, mit Ausnahme von ein paar, noch dazu polemischen, Aufsätzen Roux' von Zingerles Arbeit gilt leider dasselbe.

Pfropfung zeigten sich an den letztgenannten Objekten, im Gegensatz zu Vöchtings Befunden an Pflanzen, nicht. Morgan (2, 11) zeigte an Kaulquappen, dass die Gewebsspezifitäten der Partner auch bei Regenerationen gewahrt bleiben; selbst wenn die Menge des einen Partners sehr gering ist, regeneriert er sich doch stets in seiner Eigenheit, falls nur die Regeneration von ihm ausgeht.

Über „Implantationen“ im engeren Sinne, also über Einführung sehr kleiner lebender Massen in sehr viel grössere fremde, liegen ebenfalls eine Reihe von Untersuchungen vor.

Nach Féré und Lutier entwickeln sich Embryonen, die unter die Haut von Hühnern gebracht wurden, in einzelnen Teilen weiter, oft recht spät auftretende Gewebe, z. B. Federn, liefernd, überhaupt teratomähnliche Bindungen produzierend. Seltsamerweise wurden dabei ältere Embryonen meist abgestossen oder resorbiert, jüngere nicht; Entsprechendes gilt für die Niere, deren erwachsenes Gewebe nach Implantation weit rascher als im embryonalen Zustand resorbiert wird. Saltykow fand in ähnlicher Weise, durch Versuche an Mäusen und Ratten, zunächst eine Einheilung implantierter Gewebe, dann ein teilweises Absterben, darauf eine teilweise Restitution seitens der überlebenden Elemente, welcher aber doch endlich eine definitive Rückbildung folgt; auch nach ihm sind junge Gewebe widerstandsfähiger als alte.

Auch Versuche von Birch-Hirschfeld und Garten gehören hierher: sie injizierten fein zerzupftes embryonales Gewebe in der Leber erwachsener Tiere und fanden später tumorähnliche Bildungen, aus Knorpel und anderen Geweben bestehend. Doch liegt ein fundamentaler Unterschied von echten Tumoren darin vor, dass auch hier die transplantierten Bildungen schliesslich abgekapselt und resorbiert werden.

Galleottis und Villa Santas Untersuchungen endlich über implantierte embryonale Zellen diverser Drüsen harmonieren ebenfalls mit allem Gesagten; auch hier folgt teilweiser Zerstörung eine Wiederauffindung, bei der es sogar zur Bildung von Drüsenhohlräumen und zur Sekretion kommen kann¹⁾, aber den Schluss bildet auch hier die Resorption des Implantierten.

Angeichts der von den Autoren behaupteten anfänglichen Entdifferenzierung der implantierten Gewebe erscheint es angebracht auf frühere Untersuchungen von Ribbert (I. 2), hinzuweisen und die Frage

¹⁾ Vgl. hierzu Albrechts (6) Angaben über das physiologische Funktionieren von Geschwulstzellen. — Alle diese Dinge sind natürlich auch insofern von Interesse, als sie Beispiele für die Unabhängigkeit der in Betracht kommenden Funktionen vom Nervensystem sind.

aufzuwerfen, ob es sich hier um eine Folge des Funktionsmangels handeln könne. oder ob nur Schädigungen vorliegen. Man vergleiche auch das oben (pag. 879 f.) über die Umkehrung von Differenzierungsprozessen Gesagte. —

Im vorigen Referate wies ich bereits darauf hin, dass man bei Transplantationsversuchen bisher gar zu sehr auf das Erhaltenbleiben der Speciescharaktere geachtet habe, dass aber Pfropfversuche an ganzen Individuen, die hier natürlich allein in Betracht kommen, wohl gerade, bei Richtung der Aufmerksamkeit auf diesen Punkt, eine ganze Reihe formativer Abhängigkeiten möchten erkennen lassen, und solches wäre wertvoller als die blosse Ermittlung spezifischer oder entwicklungsphysiologischer Selbständigkeit: die Ermittlungen, die Rabes in dieser Hinsicht machte, sind oben (pag. 837 u. 885) gewürdigt worden; leider stehen sie recht vereinzelt da; die Schlüsse, welche in unserem Sinne die Arbeiten von Veraguth und Schaper (I) zu ziehen erlauben, sind nicht von diesen Autoren, sondern von Herbst (5) gezogen worden. Gewisse Resultate der Pfropfversuche an Hydroiden haben wir oben in unserem Sinne verwertet.

„Implantationen“ im engeren Sinne, also die Einpfropfungen kleiner Gewebmassen in einen ganzen Körper oder ein ganzes Organ, kommen für Verwertung im genannten Sinne natürlich weniger in Betracht; sie sind in der That geeignet, recht klare Illustrationen zum Begriff der relativen Selbstdifferenzierung zu liefern.

Im übrigen ist Theoretisches über Selbstdifferenzierung im vorigen Referate ziemlich erschöpfend vorgebracht worden. —

5. Unbekanntes. — Autonomie. — Entelechie.

In meiner Schrift „die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge“ (I. 34) glaube ich den Beweis geführt zu haben, dass die aus dem Anorganischen bekannten Geschehensarten zum Verständnis der Formbildungsprozesse nicht ausreichen. Im vorigen Referate ist dieser von der „Differenzierung harmonisch-äquipotentieller Systeme“ ausgehende Beweis rekapituliert worden. Ebenfalls in meinen „Organischen Regulationen“ (5) habe ich ihn in etwas erweiterter und veränderter Form durchgeführt und habe zugleich für jenes die genannten Systeme wesentlich kennzeichnende unauflösbare Etwas den aristotelischen Namen „Entelechie“, streng definiert, eingeführt. Gleichzeitig zog ich es vor, anstatt von „Vitalismus“ von einer Autonomie der Lebensvorgänge zu reden.

An früherem Orte dieses Aufsatzes ist bereits kurz wiederum von jener Autonomie geredet worden (pag. 838 f.), an späterem Orte wird es noch einmal geschehen.

Hier haben wir uns mit jenen Fragen nur in Verbindung mit dem Problem der formbildenden Ursachen zu beschäftigen, wobei das Wort „Ursache“ den eingeschränkten, ihm von uns erteilten Sinn haben soll.

Welches ursächliche Element zeigt sich in unserer Entelechie und zeigt sich in ihr überhaupt ein solches? Als Entelechie ist definiert jene konstante Grösse A, von welcher Örtlichkeit und Qualität einer bestimmten Differenzierung in einem bestimmten Falle bei der Ausgestaltung harmonisch-äquipotentieller Systeme abhängt, (um von jener mit dem Begriff des komplex-äquipotentiellen Systems in Verbindung stehenden Bedeutung des Wortes „Entelechie“ hier abzusehen.)

Ich habe oftmals betont, dass ich den Begriff der Causa finalis für unzulässig halte; das „Finale“ läge bei mir, so sagte ich, in den „Bedingungen des Systems“, in diesem Sinne könne man von *Conditio finalis* reden. Geradezu mit den Konstanten des Anorganischen, die ja auch „Bedingungen“ des Geschehens darstellen, habe ich den Entelechie-Begriff parallelisiert.

Wo aber bleibt da das Ursächliche bei Ausgestaltungen, die auf der unanalysierbaren harmonischen Basis von Entelechien vor sich gehen?

Es liegt in dem Begriff der Unanalysierbarkeit eines Geschehens, das doch mannigfaltig ist, also darin, dass, kurz gesagt, die Entelechien intensive Mannigfaltigkeiten darstellen, schon begründet, dass für einen Einzelvorgang, der sich autonom auf harmonischer Entelechiebasis abspielt, in der That nicht nach einer Einzelursache gefragt werden darf. Wegen der intensiven Mannigfaltigkeit jener Basis ist jener Vorgang eben nur scheinbar ein einzelner.

So gehören zum Beispiel die beiden Einschnürungen bei der Gliederung des Seeigeldarms, scheinbar zwei Einzelvorgänge darstellend, untrennbar, als ein Einziges, zusammen; die eine kann nicht ohne die andere sein.

Darf man denn etwa bei Bildung eines Krystalls nach der Ursache dieser Ecke und nach der anderen Ursache jener Ecke fragen? Nein, sondern ein Einziges bildet die Gesamtheit der Ecken.

So darf also höchstens nach einer „Ursache“ der Gesamtheit der Differenzierungsgeschehnisse an einem gegebenen harmonisch-äquipotentiellen System gefragt werden. Diese Ursache aber war derjenige

letzt zugetretene lokalisierende Faktor (s. pag. 822), welcher das ganze System mit seiner sich jetzt als Entelechie darstellenden prospektiven Potenz sich realisieren liess. Ist das System einmal realisiert, so ist seine künftige Ausgestaltung, soweit sie sich rein auf Grund seiner harmonischen Basis abspielt, mitgegeben; sie ist sein Ablauf, oder vielmehr, es selbst ist eben eigentlich ein Ablauf, besitzt im (stets harmonisch-proportionalen) Ablauf seine Charakteristik.

Die Realisierung unseres Systems geschah nun selbst wieder auf Basis der Potenz eines anderen; war dieses andere System wieder ein harmonisch-äquipotentiell, so gehörte sie, mit dem durch sie bedingten harmonischen Ablauf, selbst einem früheren harmonischen Ablauf an, und es ist nicht erlaubt von einer Sonderursache für sie zu reden. So kann der harmonische Ablaufszyklus etappenartig weiter rückwärts gehen, ohne dass je von Einzelursachen geredet werden dürfte. In einer Potenz (Entelechie) und ihrer harmonischen Entfaltung sind hier eben so und so viele spätere Potenzen (Entelechien) und ihre Abläufe ohne weiteres mitgegeben, wobei denn Ursachen als Einzelfaktoren nur insofern eine Rolle spielen können, als etwa durch (experimentelle) Veränderung der absoluten Systemgrösse an irgend einem Punkte der Abläufe die absoluten Geschehensorte in veränderter, das heisst nicht im Urablauf absolut begründeten, Weise bestimmt werden können.

Aber schliesslich wird man in der Rückverfolgung der Abläufe stets doch an einen Punkt kommen, wo der Ort eines Systems durch eine wahre Einzelursache als Einzelgeschehen bestimmt ist, mag dieser Punkt auch erst beim Formbildungsausgang erreicht werden.

So haben wir zum Beispiel gesehen, wie das zur Linse sich wahrscheinlich in harmonisch-äquipotentieller Weise, d. h. auch nach Entnahme noch proportional) ausgestaltende System von Epidermiszellen durch einen Einzelreiz örtlich bestimmt wird, während, wie schon geschildert, die drei Zellensysteme, welche bei Echiniden den Ausgang von Vorder-, Mittel- und Enddarm darstellen, örtlich nicht je als einzelne, sondern nur in ihrer Totalität durch die Keimespolarität als Ursache bestimmt werden, indem alles Einzelne in diesem Totalen ohne weiteres zum Ablauf der durch die Keimespolarität nicht nur örtlich determinierten, sondern auch in Gang gesetzten Entelechie gehört.

Um also kurz zu rekapitulieren:

Ursachen der Formbildung sind in der That nur die von mir in den vorstehenden Teilen dieses Aufsatzes aufgezählten Kategorien

und vielleicht noch manche andere unbekannte, aber ihnen begrifflich ähnliche.

Es giebt aber eben viele Einzel-Differenzierungsgeschehnisse, die nur scheinbar „einzelne“ sind, die in Wahrheit, als Äusserungen einer intensiven Mannigfaltigkeit, zu einer höheren Totalität gehören. Diese „Einzelnen“ haben so wenig Einzelursachen wie die einzelnen Ecken eines Krystalls.

Aber selbst wenn sich rückschreitend immer, bis zum Keimausgang hin, eine Entelechie mit ihrem Ablauf in scheinbaren Einzelheiten als Folge einer anderen Entelechie, (nämlich als scheinbar Einzelnes an ihr), ergeben sollte: letzthin führt, wie wir erkannten, der totale Ablauf doch rückwärts auf eine wahre ihn örtlich bestimmende Ursache. Diese Fundamentalbeziehung findet allgemein darin ihren Ausdruck, dass Differenzierung harmonisch-äquipotentieller Systeme nur unter Zugrundelegung eines (in Axialverhältnissen) realisierten Coordinatensystems verstanden werden kann.

Durch das Vorstehende hat meine Autonomielehre, wie ich denke, eine in Rücksicht auf den strengen Kausalbegriff notwendige Ergänzung erfahren. —

Es sei im Anschluss an diese Betrachtungen nun noch Einiges über „unbekannte Ursachen“ bemerkt und im besonderen sei Stellung genommen zu gewissen Ausführungen von Noll (1), die auf den ersten Blick eine gewisse Verwandtschaft mit meiner Autonomielehre zu haben scheinen.

Wie schon an anderer Stelle dieses Aufsatzes erwähnt, fand Noll, dass die erste Anlage von Seitenwurzeln an einer gekrümmten Mutterwurzel stets an der konvexen Seite erfolgt, und dass aus unbekannten Gründen auf den ventralen Flanken angelegte Wurzeln sich durch Krümmung der konvexen Seite zuwenden; das gilt nicht nur für die zelligen Wurzeln der Phanerogamen, sondern auch für Pilzmycelien und die Rhizoiden der Moose; ein ähnlicher Befund an Kürbiskeimlingen (4) steht dem geschilderten zur Seite.

Schon der Umstand, dass nichtcelluläre Organe sich verhalten wie celluläre, aber auch direkte Ermittlungen ergaben, dass Spannungsdifferenzen nicht ausschlaggebend für das entdeckte Verhalten sein konnten; auch anatomische Differenzen der Konkav- und Konvexseite liessen sich nicht auffinden.

Noll sieht sich daher nach anderen Erklärungsgründen für seine Befunde um, und kommt zunächst auf die bekannten Erscheinungen des Exotropismus, der Exotrophie und des Autotropismus zu sprechen.

Der sogenannte Exotropismus bestimmt an seitenständigen Organen die spezifische Stellung, insbesondere den Winkel zur Mutterachse. Exotrophie (Wiesner) äussert sich in der stärkeren Ausbildung der äusseren unter einer Anzahl mehrfach vorhandenen Gebilde; stärkere Ernährung derselben ist nach Noll die Folge, nicht die Ursache ihrer mit der „äussersten“ Lage gegebenen Spezifität. Autotropismus (Pfeffer, = Rektipetalität — Vöchting) äussert sich im Ausgleich von Krümmung bis zur völligen Geradestreckung.

Alle diese Phänomene, die eine Analyse in die bekannten physiologischen Reizgeschehnisse nicht zulassen sollen, was teilweise experimentell geprüft ist, subsumiert nun Noll dem Begriff der Morphästhesie d. h. einem (natürlich nicht psychologisch gedachten) Orientierungsvermögen im Körperganzen. Auf diese Morphästhesie meint er auch seine Befunde an Wurzeln zurückführen zu können: „Es genügt für die Konvexe schon der Umstand allein, Konvexseite zu sein, auf dass eine einseitige Organbildung ausgelöst werde“.

Auch der bekannte Fall des zum Ersatz des gewonnenen Hauptastes der Tanne sich aufrichtenden Seitenastes, der durchaus nicht immer der kräftigste sei, wird dem neuen Begriff subsumiert, und es wird betont, dass er auch bei den Erscheinungen der Regeneration und Polarität seine Rolle spiele.

Denkt sich nun Noll seine „Körperformreize“ als etwas Unanalysierbares, Elementares, „Vitales“? Er spricht sich nicht deutlich darüber aus. Auf die Erörterungen meiner „Lokalisation“ hat er nicht Bezug genommen, sodass es also an mir ist, seine Ausführungen zu den meinigen in Beziehung zu setzen.

Da Noll nicht nach der streng analytischen Art meiner Begriffsbildung, sondern mehr kollektivistisch vorgeht, kann er weder einen eigentlichen Beweis der Autonomie des Geschehens liefern (falls er das überhaupt beabsichtigte), noch auch dasselbe ganz streng formulieren.

Versuchen wir Solches zu thun, so ist klar, dass es sich um die beiden Systemcharakteristika, die die Grundlage unserer Formulierungen und Autonomiebeweise bilden, hier nicht handeln kann: Harmonische oder komplexe Äquipotentialität kommt bei den von Noll studierten Phänomenen nicht an und für sich in Frage.

Schalten wir die von ihm nur kurz gestreiften Phänomene der Regeneration und Polarität überhaupt aus, so bleibt als eigenes Kennzeichen und besonders von Noll studierten Geschehnisse, also seiner Wurzelbefunde und des Exotropismus überhaupt, vor allen Dingen eine Richtungsbeziehung der Teile eines Organismus zu einander

übrig. Die Ermittlungen über die Anordnung der schon vorhandenen Seitenglieder an einer Achse erscheinen wohl vor allen Dingen wichtig. Da handelt es sich aber nicht um spezifische Entstehung, sondern um spezifische Orientierung: ja, es handelt sich im letzten Grunde um Bewegungsprobleme.

Insofern stellt die hier geschaffene Sachlage, wie mich dünkt, ein Problem dar, das meine beiden Autonomie-Probleme nicht ohne weiteres berührt, das vielmehr seine eigne, und zwar sehr erhebliche Bedeutung hat.

Bei den Versuchen über die erste Anlage der Seitenwurzeln tritt das Problematische wie mir scheint, nicht einmal so sehr hervor: es handelt sich da nämlich nicht um spezifische, sondern um mehr allgemeine Orientierung, die vielleicht sogar nur in einer teilweisen Hemmung besteht. Solches möchte sich vielleicht doch einmal mit den bekannten physiologischen Mitteln verstehen lassen. Aber eben jene Phänomene, die Noll recht eigentlich zum Begriff der Morphästhesie führen, also vor allem der sogenannte Exotropismus, der mir theoretisch noch bedeutsamer als die sekundären Richtungsänderungen bereits angelegter Seitenwurzeln nach Krümmung der Mutterwurzel erscheint, stellen sich in der That als „Probleme“ dar, da hier die Spezifität der Orientierung eine so grosse Rolle spielt.

Wie wird der Eigenwinkel, wie die Eigendrehung der Seitenorgane vermittelt?

Müssen wir auch Lösung und selbst Formulierung der Sachlage hier offen lassen: auf alle Fälle wird man Noll das Verdienst, eine sehr wichtige Sache in ihrer vollen Rätselhaftigkeit aufgezeigt zu haben, nicht absprechen, ein Verdienst, das angesichts der üblichen Vorliebe nur „Erklärbares“ zu sehen, besonders aner kennenswert ist. Wie wir mehrfach bemerkten, scheint uns sein Hinweis auf das Problematische längst bekannter Fakten (zumal des Exotropismus) dabei fast noch wesentlicher als die durch seine eigenen, trotzdem sehr wichtigen Versuche neu aufgedeckten Phänomene zu sein.

Künftige Forschung wird hier mit strenger analytischen Begriffsbildung einzusetzen haben; sie wird auch prüfen müssen, inwieweit hier etwa neue „Ursachen“ strengen Sinnes vorliegen. Zur Zeit muss noch alles recht im Dunkeln bleiben, sowohl begrifflich wie sachlich, und so bilden denn diese Erörterungen einen guten Übergang zu anderen Dingen bei denen auch fast alles im Dunkeln bleibt.

6. Über Reize, welche sekundäre Formregulationen hervorrufen.

Nur über sekundär regulatorisches Geschehen als Ganzes, nicht über seine Einzelheiten, soll hier gehandelt werden; jene Einzelheiten subsumierten wir dem allgemeinen Begriff der Formbildung.

Es soll also von den Reizen die Rede sein, auf die hin sekundäre Formregulationen überhaupt auftreten.

In meinen „Organischen Regulationen“ (5) ist das vorliegende Problem unter dem allgemeinen Titel der Frage nach der Vermittlung von Regulationen behandelt worden; in dem Zwischenabschnitt, welcher eine „analytische Theorie der Regeneration“ darstellt, ist es ebenfalls in engerer Weise gestreift worden.

In beiden Fällen war das Resultat ebenso wenig erfreulich, als es sich hier ergeben wird.

Es ist klar, dass zwei Seiten des Verhältnisses zwischen einer Regulation und dem Faktor, der sie auslöst, unterschieden werden können: eine rein örtliche und eine qualitative. Diese zwei Seiten entsprechen den beiden Fragen: warum tritt eine Regulation gerade hier an diesem Orte auf, was löst sie gerade hier aus? und warum tritt sie so auf, wie sie auftritt? Beide Probleme, beide Fragen durchdringen sich naturgemäss und sind im tiefsten Sinne untrennbar.

Wenden wir uns der rein örtlichen Seite des Problems zunächst gesondert zu, so ist klar, dass solche Formregulationen, welche am Orte des Faktors, der das Normale störte, selbst geschehen, hier in streng lokalem Sinne eine Schwierigkeit nicht bieten. Das gilt also in erster Linie von der echten, vermitteltst Sprossungen aus der Wundfläche geschehenden Regeneration. Hier eben fallen Reizort und Reaktionsort zusammen, und so scheint alles Problematische aus der Welt geschafft.

So ganz und gar ist aber bei einiger Vertiefung solches allerdings doch wohl nicht der Fall, und es zeigt sich hier gleich, dass in aller Schärfe sich das lokale Problem der Regulationsauslösung vom qualitativen gar nicht trennen lässt.

Worin besteht denn eigentlich der örtlich als Wundfläche charakterisierte Reiz? Besteht er etwa in Setzung der „Wundfläche“ an und für sich, oder in der Verletzung von Elementen, oder in Aufhebung eines gewissen Widerstandes, oder aber darin, dass eben etwas „fehlt“? Man sieht, dass sich mit dem örtlichen Problem andere hier so eng kombinieren, dass es losgelöst von ihnen trivial erscheinen würde.

Aber in gewissem Sinne ist Solches nun auch dann der Fall, wenn der Ort der regulatorischen Reaktion mit dem Störungsort nicht zusammenfällt: also etwa bei Adventivbildungen, bei kompensatorischen Hypertrophien oder Differenzierungen, bei Wachstums-, Umbildungs- und Reduktionsrestitutionen. Auch hier ist die Frage nach dem Faktor, der die Qualität der Regulation an jedem Orte bestimmt, sehr viel wesentlicher als die Frage nach der, hier allerdings in Betracht kommenden, örtlichen Vermittelung zwischen Reiz und Reaktion. Muss doch eben das örtlich Vermittelnde zugleich auch Vermittler für die benötigte Reaktionsqualität sein.

So genügt es denn also, die Sonderfrage nach der Bestimmung der Örtlichkeit der Reaktion logisch erkannt zu haben und eingesehen zu haben, dass sie in einigen Fällen, bei Regenerationen nämlich, bedeutungsloser ist als sonst. Im Sachlichen wird man die Frage nach der Bestimmung der Örtlichkeit und der totalen Qualität regulatorischer Restitutionen stets gemeinsam behandeln, und so wollen wir denn zunächst in gemeinsamer Behandlung beide Probleme für die Phenomene der Regeneration weiter betrachten.

Welche Reize bestimmen Regenerationsgeschehnisse?

Wichtige Versuche von Barfurth (I. 6) und Tornier (2, 4, 5), (Amphibien), denen sich solche von King (1) (Asterias) und Przibram (2) (Crustaceen) anschliessen, scheinen nun in der That für eine Reiz-Bedeutung der Wundfläche als solcher, sei es durch Verletzung oder durch Widerstandsaufhebung zu sprechen: Durch Setzung komplizierter Wunden erzielten sie Doppelregenerationen, ja am Amphibienschwanz und an der Scheibe von Asterias konnte durch blossen verwundenden Einschnitt eine „Regeneration“ hervorgerufen werden, obwohl gar nichts entnommen war; auch die Erzielung zweier Köpfe am Regenwurm durch Setzung zweier Wundflächen des Nervensystems (Morgan 24) gehört wohl in diesen Zusammenhang.

In guter Harmonie damit scheint die schon von Philippeaux und Fraisse (I) gemachte, von Wendelstadt neuerdings bestätigte Beobachtung zu sein, dass exartikulierte Knochen der Amphibien sich nicht regenerieren: Hier ist eben kein Knochen „verletzt“ worden und ebensowenig regenerieren sich Flossenstrahlen der Fischflosse, wenn nicht gerade sie Verletzungen erlitten (Morgan 23).

¹⁾ Nach Schultz (I. II) tritt bei Dendrocoelum keine Regeneration auf, wenn die Wunde durch Zusammenziehen der Wundränder rasch geschlossen wird; ähnlich bei Polycladen; vgl. auch Morgan (6). Nach diesen Fakten scheint die „Widerstandsaufhebung“, nicht die „Verletzung“ als solche eventuell an „Wundflächen“ eine Rolle zu spielen.

Ich habe aber schon in meinem Buche darauf hingewiesen, dass uns vor rückhaltloser Zulassung der Annahme, dass die Wundfläche als solche der Regenerationsreiz sei, alle jene Fälle warnen müssen, bei denen restitutive Regulationen eben nicht regenerativ, sondern adventiv oder sonstwie ablaufen.

Hier scheint eben doch das „Entnommensein“ von Etwas in seiner Spezifität den Regulationsreiz zu bilden, und so möchte man denn Solches auch für Regenerationen gelten lassen und in der Setzung der Wundfläche hier nur einen ortsbestimmenden Faktor sehen.

Von besonderer Wichtigkeit erscheint für unsere Frage eine neuere Beobachtung Morgans (12): er spaltete dekapitierte Planarien auf eine Strecke hin längs und entfernte dann den grössten Teil der einen Spaltmasse: so waren 2 vordere Wundflächen, die eine weiter vorn, die andere weiter hinten geschaffen. Wurde nun der grösseren und der kleineren Spaltmasse gestattet, median miteinander zu verheilen, so bildete nur die vordere Wundfläche einen Kopf, bei unterbleibender Verheilung (vgl. auch Voigt, Monti) thaten es beide. Es wird also im ersten Fall der hinteren Wundfläche gleichsam mitgeteilt, dass eine Kopfbildung nicht mehr nötig ist¹⁾.

Ferner wird eine neue Beobachtung H. Winklers (5) von allen Theorien über Regulationsauslösung als wichtig zu beachten sein: Die Spreite der Primärblätter von Cyklamen gehört zu den wenigen echter Regeneration fähigen Pflanzenorganen, aber sie wurde in Winklers Versuchen nur dann vom Blattstiel regeneriert, wenn sie bis auf den letzten Rest fortgebracht wurde; sonst unterbleibt jede Neubildung.

Eine Lösung freilich bringt diese Beobachtung auch nicht; eine Doppelfrage, nämlich diese: unterbleibt die Regeneration, weil der allein mit regenerativen Potenzen ausgestattete Blattstiel nicht verletzt war, oder unterbleibt sie, weil das „Entnommensein“ nicht vollständig war? erhebt sich sogleich auch hier.

Göbel, der unabhängig von Winkler ähnliche Experimente ausführte, sah nach schiefem Abschneiden der Blattspreite, wobei ein erheblicher Lappen derselben erhalten blieb, doch eine Neubildung am Blattstiel eintreten, aber nur eine einseitige: das spricht für die erste Alternative, denn hier war der Blattstiel selbst und zwar einseitig verletzt worden.

Übrigens käme nach meiner Auffassung der echten Regeneration,

¹⁾ Schwanzflossen von Fischen, die in gleicher Weise operiert waren, bildeten freilich stets von beiden Wundflächen aus in Gemeinsamkeit eine ganze Neubildung. (Morgan 23).

die in der Beendigung derselben ein besonderes Problem sieht, die eigenste Spezifität des Entnommenen nicht wohl als massgebend für das neu zu Bildende in Betracht, sondern nur die Thatsache des Fehlens von etwas an diesen Ort gehörigen Organisiertem als Ganzes. Doch ist diese Seite meiner Theorie schon oben angedeutet (pag. 835) und kann hier unmöglich näher ausgeführt werden.

Begnügen wir uns also mit der Erkenntnis, dass bei Regenerationen die blosse Setzung der Wundfläche für die Regulationsauslösung immerhin vielleicht massgebend sein kann¹⁾ und gehen wir über zu solchen Fällen, wo sie als solche sicherlich gar keine, wo die Thatsache des Entnommenseins, des Gestörtseins vielmehr allein die regulationsauslösende Rolle spielt.

Worin besteht nun hier der eigentliche Reiz?

Welche Kennzeichen hat derjenige Faktor, der, neben lokaler Vermittelung zwischen dem Ort der gesetzten Störung und dem Ort der Reaktion, auch die Reaktion in eben ihrer Spezifität hervorruft.

Da er eben Spezifisches hervorruft, und da eben dieses Spezifische zum Spezifischen der Störung stets in Beziehung ist, so wird man diese spezifischen Züge auch dem vermittelnden Faktor zuschreiben. Aber wie das?

Wenden wir den Gedanken auf unseren kurzen von dem eigentlichen Wesen der inneren formativen Reize handelnden Abschnitt zurück, so werden wir uns leider unserer völligen Unkenntnis selbst bei diesen wohl noch einfacheren Dingen bewusst.

Auch als wir an noch früherer Stelle von den sogenannten „organbildenden Stoffen“ und Ähnlichem handelten, erkannten wir, dass wir in ihnen höchstens „Mittel“ zur Formbildung sehen könnten, also höchstens die Bestimmer von Quantität, aber nie von Qualität. Um Qualität, sogar um Kombination von Qualitäten, um Spezifität handelt es sich aber jetzt für uns.

Wenigstens ist das in der Mehrzahl der Beispiele der Fall. Wo freilich eine sekundäre Regulation in bloss quantitativer Kompensationshypertrophie besteht, da wird vielleicht in gewissen Fällen, z. B. bei der Niere, die Annahme, dass der Reiz in einer Quantitätssteigerung gewisser Körperflüssigkeiten bestehe, ausreichen. Es würde sich um

¹⁾ Kurz hingewiesen sei hier noch auf die ältere Beobachtung Randolphs (I), welche Morgan (6) bestätigte, dass Längsbruchstücke von Planarien, wenn sie gleich oder grösser als die Hälfte des Ganzen sind, genau das Fehlende regenerieren, wenn sie aber kleiner als die Hälfte sind, soviel an neuem Material produzieren, wie ihr eigenes Materialquantum ausmacht.

„funktionelle Anpassung“ handeln. Aber schon für die Kompensation der jugendlichen Mammæ versagt diese Auffassung.

Auch gewisse quantitative pflanzliche Restitutionsphänomene, z. B. verfrühtes Austreiben von angelegten Knospen nach Entfernung von Sprossen¹⁾, möchten sich vielleicht aus nunmehr besserer Ernährung verständlich machen lassen, aber dass ich die Zulassung der quantitativen Veränderung des Säftestromes als eines Reizes für pflanzliche Restitutionen beanstande, sobald diese auch nur im geringsten qualitative Keimzeichen haben, also in irgend einem Sinne Neubildungen sind, ist eingehend in meinen „organischen Regulationen“ erörtert worden.

Nur jenes eine schwerwiegende Faktum: jene von Vöchting (1) beobachteten vikariierenden Knollen, welche keine Stärke führten, und die Bemerkung, dass rein ontogenetisch die spezifischen Pflanzengewebe doch nicht vom Säftestrom induziert werden, dass also mit seiner formativen Rolle durchaus Neues ad hoc eingeführt würde, seien aus jenem Gedankengang hier namhaft gemacht. Jene Knollen waren sicherlich nicht „durch“, sondern lediglich „für“ Stärke da.

Vöchting selbst hatte in seiner ersten Knollenarbeit Entsprechendes geäußert, und ich glaubte mit meinen Anführungen im Wesentlichen, seiner Ansicht zu sein; er erklärte dort die Ansicht, dass „allein schon die Konzentration der Nährstofflösung als Reiz zur Bildung des besonderen Gewebes diene“ zwar für nicht unberechtigt und „einleuchtend“, meinte aber doch, das Gesagte damit im Grunde wieder aufhebend, es müsse noch etwas spezifisch Organisatorisches, das er „morphologisches Gleichgewicht“ nennt, hinzukommen; dabei eben verweist er auf seine stärkelosen vikariierenden Knollen.

Neuerdings hat Vöchting (2) nun aber, offenbar durch physikalisch-chemische Erwägungen verführt, jene Einschränkung zu Gunsten des Organisatorischen, zwar nicht ausdrücklich aber implicite, fallen lassen, und wir können nicht umhin, hier kurz zu seiner neuen Wendung Stellung zu nehmen, obwohl sie eigentlich weniger der Restitutionslehre als dem Kapitel von den äusseren Formativreizen angehört. Ist sie übrigens doch von so allgemeiner Bedeutung, dass sie schliesslich an jedem Orte, wo theoretisiert wird, ihre Stelle finden könnte. Auch

¹⁾ Den gleichen Effekt wie Gipfelentfernung hat sogenannte „Ringelung“ über vorhandenen Adventiven; das spricht hier in der That für Beteiligung des Säftestromes. — Nach Göbel treiben die an den Blättern von Bryophyllum angelegten Knospen sowohl nach Isolierung der Blätter, wie nach Amputation des Gipfels und der meisten Sprosse der Pflanze, wie endlich nach blosser Durchschneidung der Blattmittelnerven aus.

ist ein gewisser regulativer, wensschon weniger restitutiver als adaptiver, Charakter den in Frage kommenden Phänomenen entschieden eigen.

Die oben (pag. 889) mitgeteilte Thatsache, dass mit Vortrieben versehene Knollen bei niederer Temperatur Knollen, bei höherer Laubsprosse erzeugen, glaubte unser Autor folgendermassen erklären zu können; auch schon die niedere Temperatur reicht zur diastatischen Umsetzung der ursprünglichen Stärke in Glukose und damit zur Einleitung der Keimung aus; die Glukose fliesst nach den Bildungscentren ab und hier, in den Stolonen und Sprossscheiteln, steigt ihre Konzentration bald bis zur Sättigung: bei niederer Temperatur bedingt nun die Sättigung eine Rückverwandlung in Stärke, da, wie thermochemische Erwägungen ergeben, diese ohne Zufuhr von Energie geschehen kann; bei höherer Temperatur, also bei äusserer Energiezufuhr, kann aber auf Grund obiger Erwägungen, die Glukose in Cellulose übergehen. Beidemale geschieht Entsprechendes und die so entstandene Stärke resp. Cellulose wird nun als Anstoss für die Bildung entsprechender Organe, also von Knollen oder Sprossen, angesehen.

Gern heben wir die Wichtigkeit dieser auf die Thermochemie basierten Erwägungen Vöchtings hervor¹⁾; wir leugnen aber gleichzeitig nicht, dass uns nicht dasselbe, wie ihm, daraus zu folgen scheint. Zwar spricht er am Schluss von „physiologischen Gründen“, die offenbar „mitwirkten“; aber solches geschieht doch nur nebenbei, und nicht in genügender Stärke. Wir sehen vielmehr die Gesamtheit der von dem thermochemischen Verhalten abhängigen Umsatzvorgänge zwischen Stärke, Glukose und Cellulose durchaus nur als notwendige Mittel oder Vorbedingungen an für das, was geschieht, ohne dass wir in den Resultaten dieser Umsetzungen ohne weiteres den Reiz für die entstehenden Organbildungen erblicken möchten.

Zwar möchte Solches, wie wir zugeben, anlässlich der Keimungsversuche vielleicht noch angehen, aber bei den Vikariierungsversuchen, um auf diese nunmehr wieder zurückzukommen, geht es unserer Ansicht nach eben durchaus nicht an, und so möchten wir denn ganz allgemein den Satz aussprechen:

Derjenige Faktor, der Restitution oder Regulation überhaupt in ihrer Spezifität auslöst, wird auch immer eine auf eben diese gerichtete Spezifität selbst haben müssen, und beide Spezifitäten können nun wieder keine

¹⁾ Ganz ähnliche Erwägungen werden an den formativen Wert der gebotenen Wassermengen (s. o. pag. 889) angeknüpft.

anderen sein, als eben die des Gestörten oder Entnommenen.

An diesem Satz wird vor allem festzuhalten sein.

Man möchte angesichts dieser Sachlage in der That wünschen, dass die Thatsachen der inneren Sekretion etwas klarer und gesicherter wären, als sie es sind. —

Nach Wolffs (1) neuen Untersuchungen wird die Linse des Triton wahrscheinlich nur restituiert, wenn sie genommen, nicht wie Fischel meint, auch wenn sie lediglich verlagert ist: fehlte da etwa nur nach der Entnahme etwas von der Linse Ausgehendes und daher ihre Spezifität Angehendes im Blut? Die primär linsenlosen Augen Spemanns (3), die keine Restitution eintreten lassen, schaffen hier offenbar, wie schon Wolff bemerkte, eine Schwierigkeit für die Entscheidung.

Jedenfalls wäre das Angedeutete eine andere Beziehung von Stoff zu Organ, als wenn angenommen wird, dass etwa, was wir oben und früher beanstandeten, an knollenlos gemachten Pflanzen die Stärke des Säftestromes als Reiz für Knollenbildung in Wirkung sei. Stärke als solche steht mit der Spezifität der Knollen in keiner Beziehung. Aber es könnte Stoffe geben, die solches thäten und sie könnten vielleicht, oder vielmehr ihr Fehlen könnte Restitutionen auslösen.

Nun erhebt sich freilich gegen die logische Zulassung dieser „Stoffe“ als Reize sekundärer Regulation sofort ein neuer gewichtiger Einwand: das zu Ersetzende ist in der grossen Mehrzahl der Fälle etwas typisch kompliziert Spezifiziertes, die „Stoffe“ sind das nicht, auch ihre Kombination ist höchstens eine Mischung, aber nichts Geordnetes; wie kann da der Effekt wieder typisch spezifisch geordnet sein?

Da können nun freilich die „Potenzen“ der sekundärregulatorisch reagierenden Systeme vielleicht aushelfen; ein wirklich für ein Organ typischer Stoff genügt vielleicht um mitzuteilen, welches komplizierte Gebilde zu restituieren sei; man denke hier an die Gallen.

1) Auch durch Fischels neue Arbeit (3) erscheint mir die Auslösung von Restitution nach blosser Verlagerung der alten Linse nicht bewiesen zu sein. — Fischel missversteht meinen Begriff des „Nichtmehrvorhandenseins“, wenn er ihn (pag. 67) mit „Aufhören des Wachstumswiderstandes“ identifiziert. Das soll er gerade nicht bedeuten, sondern „Fehlen des Spezifischen“. — Wenn nach Ersatz der Linse durch ein Kartoffelstückchen doch Restitution eintritt und der Fremdkörper höchstens mechanisch deformierend wirkt, so spricht das erheblich für die Rolle des „Nichtmehrvorhandenseins“ in meinem Sinne. — Fischel selbst neigt, in etwas unbestimmter Weise, dazu, den restitutionsauslösenden Reiz in „Alterationen“ der Gewebe, die „direkt durch den experimentellen Eingriff selbst“ gesetzt seien, zu erblicken (pag. 106).

Höchst unbefriedigend, zum mindesten höchst wenig fundiert erscheint allerdings diese Annahme. So müssen wir denn überhaupt auf jeden näheren Einblick in die Frage nach den Vermittlungen bei sekundären Formregulationen, nach dem „Reize“ für Formrestitutionen als Ganzes, zur Zeit wohl verzichten. Vielleicht dürfen wir gleichzeitig erwarten, hier ganz Fundamentales, Neues einst kennen zu lernen. —

Aus lauter Aphorismen bestand im Grunde dieses ganze Kapitel; so mag als deren letzter denn endlich noch eine kleine Thatsachengruppe Platz finden, welche zeigt, dass nicht nur Entnahme von Teilen ihre Restitution hervorrufen kann, sondern schon ein blosses Aufhören ihres Funktionierens: nach Winkler (5) wird die Blattspreite von Cyklamen auch nach totaler Eingipsung der vorhandenen regeneriert, und nach Goebel geschieht ein Gleiches, wenn sie aus irgend welchen Gründen vertrocknete. Bei *Circaea* aber fand die von der Fichte genugsam bekannte vikariierende Aufrichtung eines Seitensprosses zum Hauptspross nicht nur nach Entfernung, sondern auch nach totaler Verdunkelung dieses letzteren statt (Goebel).

Eine wirkliche Theorie der Restitutionsvermittlung wird auch mit diesen Thatsachen rechnen müssen; sie sind offenbar von anderem Charakter als die von Barfurth, Tornier u. a. beobachteten überschüssigen Regenerationen — wenigstens bei äusserlicher Betrachtung; einer vertieften Einsicht der Zukunft wird hier wohl vieles, das uns verschieden erscheint, gleich erscheinen.

Zum Schluss des Abschnittes mag bemerkt sein, dass ich in dieser ganzen Darstellung immer vorwiegend solche Restitutionen im Auge gehabt habe, bei denen sich die Regulation in strengstem Sinne als irgend eine Art von „Ersatz“ äussert, also neben der Regeneration vor allem echte Adventivbildungen. Wo, wie etwa bei *Planaria* oder *Clavellina*, jeder Raumteil des Körpers sich in seiner Art am Restitutionsgeschehen beteiligt, da liegt die Sache insofern anders, als hier, zumal wenn Einschmelzung vorhandener Strukturen einer Wiederauffrischung vorherging, die beim Studium der Differenzierung harmonisch-äquivalentieller Systeme gewonnenen Gesichtspunkte zu einem Verständnis wohl ausreichen. Die Vermittlungsfrage tritt hier zurück; der „Reiz“ war erneute Weckung der Äusserung der Entelechie. Hierzu vergleiche man den Eingang des vorhergehenden Abschnittes.

7. Anhang: Umwandelnde Reize.

Nur anhangsweise und kurz kann in diesem von Formbildung, nicht von Formumwandlung handelnden Referate das Wenige zur Sprache

kommen, was über formative Reize, welche die Spezifität der organischen Formen verändern, bekannt ist.

Von dem Begriff dieser Spezifität selbst wird unten noch eingehender die Rede sein: hier sei nur dieses bemerkt, dass wir formumwandelnde Reize als solche definieren können, welche nicht die Charaktere der spezifischen Form zur Entfaltung bringen, sondern die Art der Entfaltung ändern. Bei der „neuen“ Form muss es eigentlich formbildende formative Reize auch für jeden Akt der Entfaltung geben, sie werden durch die stattgehabte Wirkung der formumwandelnden nicht etwa überflüssig. Was durch letztere verändert ist, das ist die Reaktionsfähigkeit auf die der realisierenden Entfaltung dienenden, im eigentlich entwicklungsphysiologischen Sinne formativen Reize. Durch die umwandelnden Reize wird also, wenn wir so sagen wollen, die „Stimmung“ auf die formbildenden verändert¹⁾.

Was nun von formumwandelnden Reizen vorliegt, betrifft leider in den seltensten Fällen wirklich qualitative Verhältnisse.

Die wichtigen Arbeiten von de Vries gehören nämlich, soweit ihre Hauptsache, die „Mutation“, in Betracht kommt, deshalb nicht hierher, sondern an eine spätere Stelle, weil gerade in Bezug auf diese Mutation von „Ursachen“ der Formänderung in unserem Sinne nicht die Rede ist. Für die individuelle Variation zwar sieht de Vries wohl mit Recht in Ernährungsdifferenzen die ausschlaggebende Ursache, aber diese Variation äussert sich eben nur quantitativ oder höchstens zahlenmässig, meristisch. Dass sie für die eigentliche Descendenz der Formen nicht in Betracht kommen kann, hat de Vries schlagend dargethan.

Versuche über die Einwirkung hoher Temperaturen auf Schmetterlinge, wie sie in neuerer Zeit namentlich von Standfuss und Fischer ausgeführt sind, bilden, neben den älteren Lithiumversuchen von Herbst, leider die einzige Quelle unserer Einsicht in umwandelnde Reize auf tierischem Gebiet. Es ist nicht gerade leicht zu analysieren, worin eigentlich die Umwandlung bestand; sie erstreckte sich stets auf die Zeichnung der Flügel, teilweise mögen Hemmungen, teilweise positive lokalisierte Neuschöpfungen vorliegen.

Es dürfte da nun, dünkte mich, die Frage aufgeworfen werden, ob wir hier überhaupt von einer Form„umwandlung“ reden dürfen.

¹⁾ Gute Parallelen zu dem Gesagten sind die Stimmungserscheinungen bei den einfachen Richtungsbewegungen der Tiere und Pflanzen; hier kann der Sinn der Richtung durch fremde Agentien oder durch einen gewissen Intensitätsgrad des überhaupt Bewegung auslösenden Agens selbst verändert werden, was eben auf eine Veränderung der Reaktionsfähigkeit (= Stimmung) für das eigentlich bewegende Agens herauskommt. (Näheres Driesch [5]).

Sind nicht vielmehr an den „umgewandelten“ Formen nur einige Kennzeichen durch „äussere formative Reize“, nämlich die Wärme, rein entwicklungsphysiologisch hervorgerufen worden? Könnte hier wirklich von einer Änderung der Stimmung auf ontogenetische Reize die Rede sein?

Angesichts der Land- und Wassermodifikationen gewisser Pflanzen pflegen wir nicht von Form-„Umwandlung“ zu reden; wir sagen hier, bei der höher ausgebildeten, meist also bei der auf dem Lande lebenden Form seien durch einen äusseren Reiz gewisse Merkmale hervorgerufen, aber wir fassen dieses Hervorrufen durchaus als einen formbildenden, ontogenetischen Prozess auf.

Irren wir uns hier oder dort?

Ich glaube, wir müssen, wenn wir ganz streng sein wollen, diese Frage zur Zeit offen lassen: es ist gleichsam Geschmackssache, ob wir bei Wasserpflanzen von formbildenden oder von formwandelnden Reizen reden wollen. Bei den Schmetterlingen wäre es also offenbar auch Geschmackssache — wenn hier nicht eine wichtige neue Wendung dazu käme.

Hiermit kommen wir nun zu einem Punkt, der meiner Ansicht nach allein ein wirklich strenges Kriterium darüber abgeben kann, ob in einem bestimmten Fall von blosser Formbildung, von Formhervorrufung, oder von Formumwandlung, von Änderung der Formbildungsstimmung zu reden ist.

Standfuss und Fischer haben in wenigen, aber eben doch in einigen Fällen konstatiert, dass die durch Wärmewirkung bedingten „neuen“ Eigenschaften ihrer Objekte in der nächsten Generation auch ohne neue Beeinflussung durch den äusseren Faktor auftraten: die „erworbene“ Eigenschaft wurde hier also „vererbt“.

Es liegen hier, so viel ich weiss, die einzigen Fälle vor, in denen die so viel besprochene „Vererbung erworbener Eigenschaften“ wirklich konstatiert ist. Denn was sonst in ihrem Sinne verwertet wurde, wie gewisse durch Generationen lange Züchtung von Bakterien und Pilzen unter gewissen Bedingungen hervorgerufene Virulenzlosigkeit oder Farblosigkeit oder Verlust der Geschlechtlichkeit¹⁾, das entbehrte, da hier die Vermehrung stets durch Teilung erfolgte, gerade des Kennzeichens, welches das Hauptkriterium, zugleich freilich auch die problematische Seite wahrer „Vererbung erworbener Eigenschaften“ ausmacht: des Hindurchgehens, eben der „Vererbung“, durch die Keimzelle.

¹⁾ Näheres bei Pfeffer (2) und Klebs.

Mit dem Nachweise der Vererbbarkeit der durch Wärme hervorgerufenen Merkmale an Schmetterlingen scheint mir nun in der That eindeutig der formumwandelnde Charakter der Wärme in diesem Fall erwiesen zu sein. Eben diese Vererbbarkeit zeigt, dass hier wirklich die Formbildungs-Stimmung, die Formbildungsreaktionsfähigkeit verändert wurde.

Bei Wasserpflanzen und in anderen Fällen werden wir bis zum Entscheid der gleichen Frage die Sachlage offen lassen müssen.

Dass ich die Prüfung der Frage der Vererbbarkeit des Erworbenen nicht für aussichtslos halte, habe ich kürzlich (8) wieder hervorgehoben und habe betont, dass ich denke, man könne sich Descendenz überhaupt ohne solche nicht denken. Die de Vriessche Mutation nämlich mag einst ausreichen zum Verständnis des „Typus“ und der „Organisationshöhe“; sie kann aber nie ausreichen zum Verständnis der vor allem Funktionieren ontogenetisch gegebenen Adaptivität.

VII. Von der Spezifität ontogenetischer Effekte.

A. Allgemeines.

Durch die formbildenden Ursachen wird unter Verwendung der formbildenden Mittel spezifische Formbildung an typischen Orten hervorgerufen. Aus Kenntnis der Ursachen und der Mittel ergibt sich naturgemäss die Kenntnis jener Spezifität noch nicht. Sie würde sich aber auch dann noch nicht ergeben, wenn zur Kenntnis jener beiden Faktoren eine solche des eigentlich auf die Ursache Reagierenden hinzukäme. Es ist dieses Verhältnis keine Sonderheit des Organischen; auch im Chemischen lässt sich, wenn, um die Sache streng nach dem Ursachsschema aufzufassen, ein Stoff A auf einen Stoff B wirkt, aus Kenntnis von A und B und von der etwa zur Verfügung stehenden und in Betracht kommenden Energiequelle C kein Schluss auf alle Charakteristika des Stoffes D ziehen. Im Organischen liegt aber darin eine besondere Komplikation vor, dass wir so gut wie gar nichts über Jenes aussagen können, welches nun unter Verwendung von „Mitteln“ auf die „Ursache“ reagiert und den Effekt in seiner Spezifität zeitigt: durchaus erst aus dem Effekte können wir einige Rückschlüsse auf jenes Reagierende, also auf das B unserer chemischen Analogie machen, und diese Schlüsse sind nur sehr allgemeiner Art.

Der Begriff der prospektiven Potenz, namentlich ihres „Inhalts“, ist es, der sich auf diese Weise durch Rückschlüsse aus ontogenetischen

Effekten ergibt. In gewissen Fällen erlaubte ferner die Kenntnis gewisser Örtlichkeitsbeziehungen der Effekte noch Aussagen weitergehender, wenschon immer sehr allgemein bleibender Art, indem sich nämlich ergab, dass jene reagierende Basis in manchen Fällen wohl als eine Art Maschine gedacht werden könne, während solches in anderen Fällen durchaus nicht angehe. Vorwiegend ist damit natürlich Negatives ausgesagt, wenschon in den Formulierungen über die Gesetzmäßigkeit der Differenzierung harmonisch-äquipotentieller Systeme wenigstens ein gewisser Ansatz zu positiven Aussagen gemacht werden konnte.

Aber zur eigentlich erschöpfenden Kennzeichnung der differenzierenden Reaktionsbasen fehlt doch, trotz jener Formulierungen, noch fast Alles. Eben hier wird es sein, wo spätere, vor allem mit der Energetik in Beziehung tretende Forschung einzusetzen haben wird.

Zunächst müssen wir uns mit dem Begriff Entelechie zur Kennzeichnung der meisten reagierenden Systeme begnügen; wo keine harmonisch-äquipotentiellen Systeme vorliegen, ist es möglich, dass rein chemisch-physikalisches Geschehen der bekannten Art, auf Grund einer Struktur geregelt, vorliegt; auszuschliessen ist eine Eigengesetzlichkeit aber auch hier nicht.

Aus der leider so unbekannten Reaktionsbasis, aus der Ursache und aus den Mitteln ergibt sich also, trotzdem noch als Neues, der Effekt. Von ihm soll in diesem Abschnitt gehandelt sein. —

Als Effektgruppierung in dem genannten Sinne stellt sich uns naturgemäss jede organische Sonderform dar, und so ist es denn klar, dass wir in Strenge hier alles in Hinsicht auf die spezifischen Formen rationell Ermittelte vorzuführen hätten. Doch sind es zwei Umstände, die trotzdem dieses Kapitel kurz sein lassen: zum ersten der Umstand, dass die organische Systematik weitesten Sinnes überhaupt noch wenig rationelle Ergebnisse gezeitigt hat, zum anderen unsere Selbstbeschränkung, laut deren wir nur von eigentlicher Entwicklungsphysiologie handeln, unter Entwicklung aber Differenzierung verstehen wollen.

Der Umwandlungsphysiologie aber, der Lehre von der Veränderung oder doch des Verschiedenseins der Spezifität der Formen gehört ohne Ausnahme das Wenige an, was über Formenspezifität rationell bekannt ist. Dieses Gebiet können wir nur streifen; das spezifisch Unterscheidende der Formen haben wir hinzunehmen.

Auch jene wichtigen neueren Ermittlungen über die nicht nur gestaltliche, sondern auch in jedem Einzelnen chemische Kennzeichnung der spezifischen Formen, die, vorwiegend auf vergleichende Blutuntersuchungen begründet, die Grundlage der neuesten Wendung der

Eiweisschemie geworden sind, können daher auch von uns, wie jüngst von Rabl (2), nur gestreift¹⁾ werden. Über eigentliche Veränderung des Spezifischen sei immerhin wenigstens Einiges beigebracht.

Soweit solche Veränderung nachweislich durch äussere Faktoren gesetzt wurde, hat sie im letzten Abschnitt des vorstehenden Teiles Berücksichtigung gefunden. Hier seien nun eben so kurz Phänomene namhaft gemacht, in denen solche äussere Hervorrufung ausgeschlossen erscheint.

Dass sie ausgeschlossen sein kann, erscheint nicht als sonderbar: in einem früheren Kapitel führten wir aus, dass nicht jedes einzelne Geschehnis ontogenetischen Differenzierungsverlaufes für sich durch eine Ursache bestimmt zu sein brauche; es gäbe hier höhere Einheiten, eben die Entelechien, die als Ganzes zur Entfaltung in Gang gesetzt würden, deren Teilphänomene aber ebensowenig jeweiliger Sonderursachen benötigten, wie die einzelnen Ecken eines Krystals.

Es möchte nun wohl, wenn anders man überhaupt dem, wie wir meinen, berechtigten Gedanken einer Descendenz der Formen zu- neigt, auch der Fall sein, dass in den genetisch ablaufenden Formumwandlungsreihen höhere Einheiten sich finden, dass hier nicht jede Stufe von aussen in Gang gesetzt zu werden braucht, sondern dass mit irgend einer auch eine oder viele andere zugleich gegeben sind.

In diesem Sinne möchten wir die wichtigen Ermittlungen von de Vries über „Mutationen“ hypothetisch auffassen. Trotz ihres noch so aphoristischen Charakters erscheinen sie uns von höchster Bedeutung. Eine eigentliche „Ursache“ für sie vermochte ihr Entdecker nie anzugeben. Redet man aber von „inneren Ursachen“, so meint man mit diesem logisch beanstandbaren Worte wohl dasselbe, was wir mit der „Entfaltung höherer Einheiten“ auszudrücken versuchen²⁾.

Die eigentlichen „Variationen“ haben nun aber nach de Vries „Ursachen“; in Ernährungsdifferenzen liegen dieselben. Daher gehören sie, das Objekt der statistischen Forschung (s. Duncker, wo gesammte Litteratur, ferner Heincke und Aufsätze in der neuen Zeitschrift „Biometrika“), nicht eigentlich in diesen Zusammenhang, ganz abgesehen davon, dass nur Quantitatives in ihnen erforscht wurde.

Wohl aber erheischen hier eine kurze Erwähnung die Bastardierungsversuche, die, zumal auf botanischem Gebiete, im Anschluss

¹⁾ Hierzu, neben älterer Litteratur, auch Przibram (Beitr. chem. Physiol. u. Path. 2. 1902, pag. 143). Zur „Praecipitin“-Forschung vgl. u. a. v. Dungern, Die Antikörper. Jena 1903.

²⁾ Man vergleiche zum Mutationsbegriff auch eine Arbeit von Wasmann.

an ältere Ermittlungen von Mendel eine grosse Förderung erfahren haben (s. ausser kurzen Abhandlungen von de Vries, die Zusammenstellungen von Correns und Bateson): die Mendelsche Spaltungsregel erwies sich als nur von beschränktem Geltungsbereich, ebenso die Thatsache des einseitigen Dominierens väterlicher oder mütterlicher Eigenschaften; es kommen sicherlich auch neue Mischcharaktere zur Geltung. Auf tierischem Gebiete liegen nur wenige systematisch durchgeführte Untersuchungen vor: meine eigene Arbeiten an Echiniden (I, 32) hatten vorwiegend einen rein entwicklungsphysiologischen Zweck, nämlich den Nachweis der formbildenden Bedeutung des plasmatischen Eibaues (Furchungsgeschwindigkeit, Färbung und Mesenchymzellenzahl erwiesen sich nur von ihm, und eben dadurch von der Mutter als abhängig)¹⁾, das eigentliche Bastardierungsproblem behandelten sie nur mehr anhangsweise: in der Skelettbildung traten deutlich gemischte Charaktere aus. Vernon (I, 2. II, 1) gelang es darauf, den wichtigen Nachweis zu führen, dass der Typus der Bastarde von *Strongylocentrotus* und *Sphaerechinus* stets derjenigen Species folgt, deren Geschlechtsprodukte sich bei Ausführung des Versuches auf dem Höhepunkt der Reife befinden²⁾: es können somit bei derselben Versuchsanordnung sowohl gemischte als auch rein männliche oder weibliche Skelete entstehen; ein alter Streit zwischen Boveri (I, 1 u. 3) einer-, Seeliger (I) und Morgan (I, 2) andererseits erscheint hiermit zugleich erledigt.

Im übrigen sei zur Bastardfrage kurz auf ältere umfassende, aber leider nur sehr kurz publizierte Untersuchungen Haackes (I, 1 pag. 238) an Mäusen hingewiesen, die ich in keiner der zusammenfassenden Darstellungen erwähnt fand. — Von Bateson und Saunders sind eine Reihe von Versuchen an Geflügelrassen ausgeführt worden³⁾. —

Alle Bastardierungsversuche gehören begreiflich in Strenge mehreren Wissenschaftskategorien an: wenn wir sie hier unter dem Gesichtspunkte der Spezifität ihrer Äusserungen betrachteten, so ist doch klar, dass sie auch zu der eigentlichen Frage nach der „Vererbung“, d. h. nach der Bildung neuer Entwicklungsausgänge in naher Beziehung stehen, einer Frage, die erst am Schlusse des Ganzen von uns kurz gestreift werden

¹⁾ Von Boveri (4) werden meine Befunde neuerdings, ohne nähere Angaben, als „irrig“ bezeichnet. — Ich kann demgegenüber nur sagen, dass ich keinen Grund habe, die Richtigkeit meiner Mitteilungen irgendwie zu bezweifeln; vor allem gilt das für die Zahl der Mesenchymzellen und für die allgemeine Qualität der Färbung. — Vielleicht haben wir beide recht (s. Vernon).

²⁾ Zur Kritik der Vernonschen Angaben, zumal seiner Messungen, vgl. Steinbrück.

³⁾ Hierher auch Klatt.

wird. Ja sie kommen für diese Frage wohl gar mehr als für die Probleme der Umwandlungsphysiologie in Betracht. Auch unter das Ursachsschema möchten sie sich bringen lassen, wobei allerdings in durchaus willkürlicher Weise bald das Sperma als Ursache, das Ei als Reagierendes aufzufassen wäre, bald umgekehrt.

In Zusammenhang sowohl mit den Mutationen wie mit den Bastarden steht ferner eine andere ebenfalls mehrdeutige von de Vries wiederholt aufgeworfene Frage: diejenige nach den Eigenschaftseinheiten. Man braucht sich nicht nach Darwin-Weismann-de Vriesscher Art jene „Einheiten“ als körperliche Vorbildungen gegeben zu denken, um doch die Berechtigung der Frage als solcher zugeben. Es ist klar, dass sie sowohl die eigentliche Vererbungslehre, als auch die Umwandlungs-, als auch endlich die Entwicklungsphysiologie angeht. Mit dem Entelechiebegriff hängt sie zusammen, wie alle jene Lehren es thun: ist doch die Entwicklungsphysiologie zum grossen Teil Lehre von der Entfaltung, die Umwandlungsphysiologie Lehre von der Veränderung und die Vererbungsphysiologie Lehre von der Kontinuität der Entelechie.

Dass der Entelechiebegriff geeignet ist, die rein körperliche Auffassung der Einheitenfrage zurückzuweisen, ist ohne weiteres klar; am Schlusse des Ganzen wird davon noch die Rede sein. Im übrigen wird im Einzelnen auf diese Frage besser erst später einmal, nach Erscheinen des zweiten Bandes des Werkes von de Vries, eingegangen werden.

Solche „Mutationen“, die in mehreren Merkmalen zugleich verändert sind, denkt sich de Vries entstanden durch ursprüngliche Änderung eines Merkmals, welche Änderungen der anderen nach sich zog: wäre solches richtig, so würden die Mutationen in sich geradezu Beispiele formativer Reizeffekte liefern; dass hier wohl auch eine andere Auffassung möglich ist, habe ich kürzlich (8) angedeutet, wobei ich zugleich auf Gedanken Rádls über die sogenannte „Korrelation“ hingewiesen habe.

B. Spezielles.

Nach unseren allgemeinen Betrachtungen können wir nun daran gehen, in streng entwicklungsphysiologischer Weise einige der Kennzeichen zu erörtern, durch welche Formbildungseffekte charakterisiert sind; es wird dabei im Gegensatz zu jenen Allgemeinerörterungen auf die Besonderheit dieser Kennzeichen Gewicht gelegt werden.

Im vorigen Referate habe ich in diesem Sinne die 3 Abschnitte: Plasmaspezifitäten, Kernspezifitäten, Beendigung morphogener Elementarprozesse behandelt, dem letzten Abschnitt war ein Antrag über das Keimesminimum angefügt. Ich ziehe jetzt eine andere Gruppierung des Stoffes vor:

Über Plasmaspezifitäten, die, wie erörtert, unserem streng entwicklungsphysiologischen Plane nach, natürlich nur innerhalb der Teile einer spezifischen Form, nicht in Bezug auf das Verhältnis verschiedener Formen zu einander, hier in Rede stehen, liegen nun auf diesen Punkt in Sonderheit gerichtete Arbeiten nicht vor; das wenige gelegentlich in Beziehung zu diesem Thema neu Ermittelte, also etwa, dass junge Entwicklungsstadien äusseren Agentien gegenüber weniger oder mehr widerstandsfähig¹⁾ sind als ältere oder dass der eine Teil sich ihnen gegenüber anders als der andere verhält, hat meist in dem von den Mitteln der Ontogenese handelnden Abschnitt und an anderen Orten hinreichende Berücksichtigung erfahren. Auch was über Kernspezifitäten neu ermittelt ist, ist wenig; es ist zudem meist sehr problematischen Charakters und betrifft vorwiegend die Furchungszellen, so dass es passend und hinreichend in unserem ersten Kapitel seine Erwähnung fand.

Fallen somit zwei der alten drei Abschnitte fort, so sei dafür der ursprüngliche dritte in 3 Teile aufgelöst: Das Problem der Beendigung der Elementarprozesse deckt in Strenge nur einen Teil des früher unter diesem Titel Behandelten. Es ergab sich aber aus neuen Untersuchungen, dass viele der früher hier behandelten Phänomene von einem wichtigen Elementarfaktor: nämlich von der Konstanz der Zellengrösse und Zellengrösse abhängig sind; ihm und Verwandten sei darum der erste Abschnitt gewidmet. Nur auf Basis der Erörterungen über diesen Faktor verständlich sind alle Ermittlungen über das entwicklungsfähige Keimesminimum, die daher das zweite Kapitel füllen mögen; der eigentlichen Beendigungsfrage gehöre das dritte an.

Ich stehe nicht an zu leugnen, dass meine Einteilung des Stoffes in diesem Hauptabschnitte in höherem Grade als in den vorhergehenden ein willkürliche ist; ich sehe aber weder die Möglichkeit einer Abhülfe, noch sehe ich in dieser Sache einen Schaden: im Gegenteil, mehr als anderenorts bietet sich im Anschluss an die in diesem unsystematischen

1) z. B. nimmt bei *Arbacia* nach Lyon die Widerstandsfähigkeit gegen KCN mit fortschreitender Entwicklung ab. — Der von diesem Forscher festgestellte rhythmische Wechsel grösserer und geringerer Widerstandsfähigkeit gegen KCN und gegen O-Mangel während der Furchung ist wohl cytologisch von Wichtigkeit.

Schlussabschnitt behandelten Phänomene die Möglichkeit neuer Probleme und neuer Wege der Forschung.

1. Die Konstanz der Grösse und Form von Zellen und höheren Einheiten.

Vor einigen Jahren (I. 31) konnte ich zeigen, dass die Mesenchymzellen der Echiniden, die Chordazellen der Ascidien und wahrscheinlich auch die Urdarmzellen der ersteren in kleinen, aus isolierten Blastomeren gezogenen Keimen ihre normale Grösse bewahren, dass sie aber an Zahl in Porportionalität zur Grösse der Objekte, und zwar nicht zu ihrem absoluten Keimvolumen, sondern zu ihrem „Keimwert“ verringert sind. Das Wort „Keimwert“, das ich zwar nicht bei meinen ersten Untersuchungen einführte, hier aber aus praktischen Gründen von Anfang an benutze, soll den Bruchteil vom Ganzen, den ein Kleinkeim seiner Abstammung nach darstellt, bedeuten. Der Keimwert einer aus einer $\frac{1}{n}$ = Blastomere gezogenen Larve ist also $\frac{1}{n}$, mag auch ihr absolutes Volumen nicht gleich $\frac{1}{n}$ des Normalvolumens sein.

Ergebnisse anderer Forscher (Morgan [I. 6], Herlitzka [I. 2]), die sich meinen Ermittlungen anfänglich nicht zu fügen schienen, ergaben auf Grund näherer Diskussion doch eine Übereinstimmung.

Alle diese Dinge sind im vorigen Referat besprochen worden; es soll nun zunächst eine Aufzählung neuerer ähnlicher Ergebnisse stattfinden und dann zu einer Erweiterung des Ganzen fortgeschritten werden.

Rabl (1) hat neuerdings, anlässlich seines Studiums der Wirbeltierlinse und bei Betrachtung der organischen „Eigenart“ (2) (Spezifität), neben anderen von uns oben gestreiften Dingen, die Aufmerksamkeit auch auf die im Histologischen ausgeprägten konstanten Charaktere der Species gelenkt. Ohne auf meine älteren Befunde einzugehen, teilte er mit, dass die Linsen kleinerer Individuen nicht etwa kleinere, sondern dass sie weniger Zellen von normaler Grösse besässen, was, wie man sieht, mit den Experimentalbefunden vortrefflich stimmt¹⁾.

Meine Ermittlungen am Mesenchym von Echiniden konnte ich auf den $\frac{1}{8}$ - und $\frac{1}{16}$ -Keim einer —, auf den $\frac{2}{1}$ -Keim, d. h. auf Keime, die aus der Verschmelzung zweier normalen entstanden waren, andererseits ausdehnen: stets ergab sich die angenäherte Proportionalität der Zahl der Zellen zum Keimwert (2. 3).

Auch Ermittlung über Reduktionerscheinungen, welche Lillie (2) an Planarien anstellte, gehören wohl zu dieser Gruppe von Erscheinungen:

¹⁾ Vgl. auch Conklin (I. 1).

zwar konnte er nicht für jedes Elementarorgan feststellen, ob die bei Restitution von Bruchstücken in destilliertem Wasser eintretende starke Grössenreduktion auf Zellenverkleinerung oder auf Verminderung der Zahl der Zellen beruhte, aber wenigstens für die Pigmentzellen ergab sich unzweideutig letzteres.

Morgan (7) hat eine Revision aller seiner früheren Angaben und einen Vergleich derselben mit meinen Befunden angestellt: Er giebt zu, dass das Teleostierei für die Entscheidung unserer Frage überhaupt wenig günstig sei, da hier eine isolierte $\frac{1}{2}$ -Blastomere, wegen des bei diesem Ei statthabenden steten Nachschubs von Protoplasma, in Wahrheit mehr als den Keimwert $\frac{1}{2}$ darstelle; für den Amphioxus giebt er meine Annahmen zu und behauptet hypothetisch nur noch für das Notochord die normale, also eine relativ zu hohe Zellenzahl. Was die von mir vorwiegend diskutierten seiner Befunde, nämlich die am Urdarm des Echiniden gemachten, angeht, so schliesst er sich für die $\frac{1}{2}$ - und $\frac{1}{4}$ -Keime ohne Einschränkung meinen Angaben an¹⁾, für noch kleinere Keime dagegen soll die Wahrung der Proportionalität zwischen Darmzellenzahl und Keimwert nur mit gewisser Reserve gelten; gastrulieren diese Objekte frühzeitig, also nur wenig später als etwa die $\frac{1}{4}$ -Keime, so bleibt die Proportionalität gewahrt; gastrulieren sie später, so ist die Darmzellenzahl relativ zu hoch. Morgan ist geneigt, die Differenz im Verhalten der Kleinkeime darauf zu setzen, dass bei ihnen oftmals die am vegetativen Pol gelegene darmliefernde Zellenplatte zwar vorhanden sei, dass aber ihre Einstülpung einstweilen unterbleibe; indem nun innerhalb der Platte eine Reihe normalerweise erst im ausgewachsenen Darm geschehender Zellteilungen auftreten, erscheint später der eben eingewachsene Darm, im Vergleich mit einem rechtzeitig eben eingewachsenen, viel zu zellenreich; er repräsentiert in Wahrheit ein viel älteres Stadium. Dass neben diesen massgebenden Faktoren noch echte Abnormitäten bei sehr kleinen Keimen unterlaufen, hält übrigens Morgan nicht für ausgeschlossen.

Auf die annähernde Konstanz der Zellengrösse bei wechselndem Individualvolumen hat für Pflanzen schon Sachs (I. 2) vor Jahren hingewiesen; im übrigen ist klar, dass hier wegen der wechselnden Turgorverhältnisse ein ganz klarer Entscheid nicht leicht ist, und so liest man denn auch z. B. bei Pfeffer (pag. 42ff.), dass, zumal bei

¹⁾ Die Angabe Morgans, dass Larven von Echiniden, die aus isolierten Blastomeren gezogen sind, einen schief geneigten Darm besitzen und darin noch ihren Teilursprung bekunden, konnte ich, wenigstens für Echinus (12), ihrer Bedeutung dadurch entkleiden, dass ich auch für den normalen Keim derselben die schiefe Darmlage nachwies.

Algen und Pilzen, der Begriff der „normalen“ Zellgrösse ein äusserst schwankender, mit den Umständen wechselnder sei. Bei höheren Pflanzen giebt es immerhin, zumal so lange sie noch gewissermassen embryonal sind, gewisse Zellenarten, bei denen von einer gewissen Konstanz der Grösse wohl die Rede sein kann, und in diesem Sinne ist, im Anschluss an die zoologischen Ergebnisse, die Sachlage unter Morgans Leitung von A. C. Dimon bei der Erbse und bei *Nasturtium* untersucht worden: nach der Entfernung eines Cotyledos im Samen besaßen die Keimpflanzen kleinere, aber auch weniger Zellen als normale Exemplare; gleichzeitig blieben sie in ihrer Differenzierung normalen gegenüber im Rückstand und zwar dauernd, sodass, wegen der später doch für beide gleichen Ernährung, von einer gewissen Nachwirkung geredet werden kann. Der Zwerg ist also stets nicht etwa das Abbild einer ihm gleich grossen, also jüngeren, Normalpflanze, sondern ist höher als sie, wenschon nicht so hoch wie eine Normalpflanze gleichen Alters differenziert. —

Durch die von mir (3) vorgenommenen Messungen an kleinen Echinidenkeimen ist, wie mich dünkt, ein gewisser tieferer Einblick in die Faktoren gewonnen worden, welche in letztem Grunde bei allen vorstehend betrachteten Phänomenen obwalten: durch sie nämlich konnte ermittelt werden, dass es sich nicht nur um ein Fixiertsein des Volumens der Zellen verschiedener Organe, sondern in strengem Sinne um ein Fixiertsein ihrer Form handelt.

Durch Messungen an Blastulis und Gastrulis, und zwar bis zu $\frac{1}{64}$ - resp. $\frac{1}{32}$ -Objekten herab, fand ich, dass hier das Totalvolumen der Larven stets kleiner als der Keimwert sei: bei $\frac{1}{4}$ -Keimen betrug es $\frac{1}{8}$, bei $\frac{1}{16}$ -Keimen $\frac{1}{64}$ vom Normalvolumen und so fort; eine vergleichende Betrachtung der Figuren Wilsons von *Amphioxus*¹⁾ ergibt ein durchaus entsprechendes Resultat auch für diese Form. Einfache geometrische Betrachtungen lehrten das gefundene Verhältnis als notwendig erkennen, falls eine strikte Proportionalität aller Keimesflächen zum Keimwert angenommen wurde, und so konnte denn wegen der Widerspruchslosigkeit aller Befunde eine solche als sicher festgestellt gelten:

Wenn n den Keimwert, o_n eine beliebige Keimesoberfläche, r_n eine zugehörige beliebige Abmessung, v_n ein zugehöriges Volumen und O , R , V , Oberfläche, Abmessung und Volumen des Normalkeimes bedeuten, so ist also

$$o_n = \frac{O}{n}; \quad r_n = \frac{R}{\sqrt{n}}; \quad v_n = \frac{V}{\sqrt{n}^3}.$$

1) z. B. Cell in devel. and inher. 2. Aufl., pag. 408.

Bleiben aber die Keimesflächen, nicht die Keimesvolumina dem Keimwert strikte proportional, so folgt daraus für die einzelnen Zellen, falls deren Zahl, wie ja konstatiert, in Proportionalität zum Keimwert steht, ohne weiteres auch eine Konstanz, nicht nur der Grösse, sondern auch der Form.

Die Zellenform und Zellengrösse sind also zwei für die Spezifität aller morphogenen Elementarorgane charakteristische Konstanten. —

Ob dieser Satz nun freilich ganz allgemein und ohne Einschränkung gilt, erscheint bei tieferem Eindringen in die Sachlage doch zweifelhaft.

Zur Strassen (I. 3) giebt für seine Riesenembryonen von *Ascaris* zwar nur sehr kurz und beiläufig an, bestätigte es aber mündlich mir gegenüber ausdrücklich, dass hier alle Zellen in typischer Form und Zahl, aber in abnormer Grösse vorhanden seien. Liegt darin nun eine Abweichung von unserem Satze vor? Auf den ersten Blick gewiss. Es ist aber nicht zu vergessen, dass *Ascaris* insofern eine Sonderstellung unter den tierischen Organismen einnimmt, als die Prozesse der Furchung und der Organanlage hier schwer, wenn überhaupt, zu trennen sind. Wenn wir die gesamte von Zur Strassen beobachtete Formgestaltung noch zur „Furchung“ rechnen wollen, so stellt sein Befund keine Abweichung von dem unserigen dar: ein grosses und ein kleines Echinodermenei furchen sich auch so, dass die Elemente des grossen die vergrösserten Elemente des kleinen sind. Trotzdem sind hier später die Elemente in den Organen alle gleich gross und nur an Zahl verschieden. Es wäre zu prüfen, ob am wirklich erwachsenen Tier, das nicht nur Organanlagen, sondern wirkliche Organe besitzt, nicht auch bei *Ascaris* die Verhältnisse ähnlich liegen möchten, ob nicht hier die wirklichen Organzellen auch bei Riesen- und bei Normalformen an Grösse gleich, an Zahl aber verschieden sich erweisen.

Nach Zojas (I. 1) schon früher von mir erörtertem Befunde würden bei *Liriope* die Verhältnisse äusserlich betrachtet umgekehrt, bei näherem Zusehen aber doch ähnlich wie nach Zur Strassen bei *Ascaris* gelegen sein: das „Ektoderm“ und das „Entoderm“ bestehen hier bei Larven aus einer $\frac{1}{2}$ -Blastomere aus kleineren Zellen in normaler Zahl. Auch hier aber ist, wie ich ausführte, die „Keimblattbildung“ in der Furchung inbegriffen, und über wirkliche Organzellen erfahren wir nichts.

Diese beiden unserer Regel scheinbar entgegenstehenden Fälle halte ich also noch für vereinbar mit ihr. Solche Umstände, unter denen sich wirklich tiefere, nicht auflösbare Abweichungen von ihr

ergeben möchten, schienen mir aber schon früher bei Echinideneiern herstellbar zu sein und sind hier jetzt in der That hergestellt. Meine eigenen positiven Bestrebungen (I. 32 Anhang) in dieser Richtung, die davon ausgingen, dass sich kleine Keime je nach ihrer Abkunft aus ganz oder aus partiell gefurchten Bruchstücken vielleicht bezüglich der Grösse ihrer Organzellen verschieden verhalten möchten, hatten freilich noch weniger Erfolg als diejenigen Morgans (I. 6, 9), welcher immerhin konstatieren konnte, dass Blastulae aus sehr kleinen Eibruchstücken abnorm kleine Blastulazellen (und Kerne) besitzen können.

Durch vergleichende Untersuchungen embryonaler Zellen mit normalen Kernverhältnissen einer- und mit nur dem männlichen Vorkern andererseits ist es aber Boveri (4) neuerdings gelungen, allgemein eine Proportionalität der Zellen- zur Kerngrösse resp. zur Chromosomenzahl aufzudecken. Zwar beziehen sich diese Befunde, deren beide Seiten gleichermassen an einem Individuum realisiert sein können, vorwiegend nur auf Blasto- (resp. Ekto-)dermzellen, also auch wieder nur auf das Resultat der Furchung, wie diejenigen Zur Strassens und Zojas, aber in Kürze und gewissermassen vorläufig wird von Boveri jene Proportionalität auch für wirkliche Organzellen, z. B. die Zellen des Darmes, behauptet¹⁾. Läge hier wirklich ein allgemeines Gesetz vor, so würden wir unseren oben aufgestellten Satz über die Zellengrösse wohl dahin abzuändern haben, dass wir sagen: Bei gegebenen Kernverhältnissen sind Zellenform und Zellengrösse konstant. —

Unser Satz handelt von der Konstanz der Grösse und Zahl einer Kategorie von Organisationseinheiten, der Zellen.

Bekanntlich giebt es nun, zumal bei meristisch (Bateson) gebauten Organismen, oftmals höhere Einheiten der Organisation als die Zellen, und so erwächst die Frage, wie sich wohl diese bei experimentellen Verminderungen des Materials verhalten, ob auch ihre Grösse etwa konstant sei. Das vorliegende Material bedeutet aber hier erst einen allerersten Anfang, und überhaupt ist die Untersuchung hier wohl erheblich erschwert.

¹⁾ Bei Zur Strassens Rieseneiern waren zwei Zelleiber, aber auch zwei Kerne verschmolzen: vielleicht erklärt es sich daraus, dass dieser Forscher, wie erwähnt, zu grosse Furchungszellen, aber eine normale Zahl derselben beobachtete. Die Proportion zwischen Kerngrösse und Plasmagrösse war so gewahrt. Es harmoniert zwar mit dieser Auffassung Zojas Befund an *Liriope* nicht; trotzdem scheint mir die hier gebotene Deutung der Zur Strassenschen Befunde der Prüfung wert, namentlich wegen gewisser neuerer Mitteilungen von Gerassimow: dieser Forscher stellte bei *Spirogyra* durch Kältewirkung künstlich kernlose Zellen und solche von doppelter Kernmasse her, und im Verlauf des Wachstums ergab sich bei letzteren stets die normale Proportion von Kern- zu Zellmasse, d. h. abnorme Grösse der Elemente.

Ich fand (4), dass längsgespaltene Stämme von *Tubularia* eine Zahl von Tentakeln reparativ bilden, welche zwar grösser als die Hälfte der Normalzahl, aber doch weit geringer als diese selbst ist. Beides folgt, wie ich denke, daraus, dass der neue Cönosarkcylinder der Spaltbildung sich wegen des Verwachsenseins mit dem Perisark, nicht durch einfaches Zusammenrollen bilden kann, sondern durch Neubildungsprozesse von den freien Rändern aus sich schliesst: seine Oberfläche ist also grösser als die halbe ursprüngliche Cönosarkoberfläche, aber doch nicht so gross wie diese ursprüngliche Fläche selbst. Liegen nun in den Tentakelanlagen höhere Einheiten von fixierter Grösse¹⁾ vor, so ist klar, dass deren auf einer kleineren Oberfläche weniger als auf einer grossen entstehen werden, dass überhaupt ihre Zahl sich nach der Form der Oberfläche, auf der sie entstehen, richten wird²⁾. Das hier deduktiv Abgeleitete ist in der That der Fall und dadurch mag denn der Ableitungsgrund vorläufig als gestützt gelten.

Einen dem meinen entsprechenden Befund machte King (2) an *Hydra*, auch acceptiert sie meine Deutung. Wenn sie ferner fand, dass auch nach nachträglicher Zusammenheilung eines gespaltenen Kopfes mehr Tentakeln an dem nunmehr wieder einheitlichen Gebilde entstehen, als die Norm ist, so glaubte sie das auf Rechnung einer durch die Verwundung bedingten Gewebsneubildung, die zu einer Flächenvergrösserung des Hypostoms führt, setzen zu dürfen.

Vielleicht gehören auch in diesen Zusammenhang die Ermittlungen von Rand (I) u. a., dass, falls bei *Hydra* aus irgend einem Grunde „zu viel“ Tentakeln vorhanden sind, nicht etwa alle an Grösse reduziert, sondern einige zurückgebildet werden.

Im übrigen darf wohl die Frage nach der Grössenkonstanz höherer Organisationseinheiten [als ein erfolgverheissendes Untersuchungsfeld der Zukunft bezeichnet werden; nach neuen Untersuchungen Herlitzkas am Amphibienkeim scheinen hier die Somite „höhere Einheiten“ darzustellen, d. h. an Grösse konstant, an Zahl dem Keimwert proportional zu sein.

Ich habe früher alles hier zur Erörterung Gekommene der Frage nach der Beendigung morphogener Elementarprozesse untergeordnet. Wenn ich dieses Mal anders verfuhr, so liegt das an dem Umstand, dass von der „Beendigung“ eines Geschehens als einem gesondert be-

1) Wenigstens bei gegebener Stammlänge und gegebenem Ort im ursprünglichen Individuum (s. o. pag. 827 u. 873).

2) Natürlich haben bei dieser Ableitung auch die Zwischenräume der Tentakeln als fixe Grössen zu gelten.

dingten Phänomen hier doch nicht wohl die Rede sein kann; schon früher erkannte ich ja, dass bei den Prozessen mit, wegen der festen Zellgrösse, fester Zellenzahl gewissermassen das Ende mit dem Anfang zugleich gegeben sei, indem diese Prozesse eben durch eine feste Dauer gekennzeichnet sind. Will man hier von einer „Beendigung“ des Prozesses reden, so, scheint mir, werden dadurch Fälle wirklicher Beendigung nur verdunkelt: fliesst ein Gefäss, das eine beschränkte Wassermenge enthält, aus, so ist, wenn der Ausfluss beendet ist, diese Beendigung auch kein gesondert bedingtes Phänomen.

Wahrhaft beendeten morphogenen Prozessen werden wir uns nun bald zuwenden, nachdem wir vorher einige Probleme betrachtet haben, die mit dem vorstehend Erörterten in engstem Zusammenhang zu stehen scheinen.

⋮

2. Über das entwicklungsfähige Keimesminimum.

In der Einleitung zu diesem Hauptabschnitt bemerkten wir, dass erst auf Grund der vorstehend gepflogenen Betrachtungen ein gewisser Einblick in die Thatsache, dass unter einer gewissen Grösse liegende Keimesbruchstücke vollständige Entwicklung nicht mehr leisten, zu gewinnen sei, und dass wir eben deshalb den Abschnitt über das Keimesminimum an diese Stelle des Ganzen gesetzt hätten.

Wenn wirklich Zellengrösse und Zellenform fixierte Dinge sind, so ist in der That klar, dass ein Keimesbruchteil, der nur noch wenige dieser fixen Elemente zu liefern imstande ist, damit eine Schranke weiterer Differenzierung vor sich sieht, und dass diese Schranke allemal gerade in Hinsicht auf die von einem nur sehr wenigzelligen Organ ausgehenden Differenzierungen bestehen wird.

Bei Echiniden ist das primäre Mesenchym ein geringzelliges Organ: da ist es denn verständlich, dass, wie ich (3) zeigte, hier die aus $\frac{1}{8}$ -Blastomeren stammenden Keime die eigentliche Leistung des Mesenchyms, die Skelettbildung, nicht mehr vollständig, sondern nur im Ansätze vollziehen können, da in ihnen eben gar zu wenig Mesenchymzellen vorhanden sind. Da nun bekanntlich (pag. 891) die Skelettbildung wieder die Form der Larven nach sich zieht, so resultiert aus $\frac{1}{8}$ - oder aus kleineren Larven der Echiniden auch kein Pluteus mehr, sondern nur noch eine Gastrula.

Mit einem gewissen Grad von Wahrscheinlichkeit können wir uns nun den Grund einer unteren Grenze der Gastrulationsfähigkeit bei unseren Objekten ähnlich vorstellen. In einer vor kurzem erschienenen

Arbeit (12) konnte ich nachweisen, dass die aus $1/32$ -Blastomeren von Echinus gezogenen Larven die letzten sind, welche zu gastrulieren vermögen; $1/64$ -Larven thun dies nicht mehr, und auch Eibruchstücke sind mit Erreichung des 32. Teils ihres Volumens an der Grenze der Gastrulationsfähigkeit angelangt. Ich konnte zeigen (3), dass der abgefurchte Keim des Echinus im ganzen aus 808 Zellen, nämlich 512 Abkömmlingen der Mesomeren, 256 Descendenten der Makromeren und 40 solchen der Mikromeren besteht. Es folgt daraus, wenn wir Mesomerenlarven zu Grunde legen, dass sie noch gastrulationsfähige $1/32$ -Larve im Beginn des Wimperns 32, die $1/64$ -Larve aber nur 16 Zellen besitzt. Mit einer Eimasse, welcher nur noch die Lieferung einer zwischen 16 und 32 gelegenen Zahl von Zellen möglich ist, ist also hier offenbar die Grenze für fernere Formausgestaltung erreicht; selbstredend sind hierbei stets, wie am Ende des vorigen Abschnittes erörtert, normale Kernverhältnisse Voraussetzung.

Naturgemäss soll mit allem diesen nicht gesagt sein, dass es nicht noch andere Gründe für unvollkommene Formausgestaltung geben könne, als solche, die im Unvermögen des Keimes, die nötige Zahl von Zellen zu erzeugen, gelegen sind: Schon die animalen $1/8$ -Larven der Echiniden kommen ja oft nicht über die Blastula, ein Faktum, für das wir (pag. 809) den von Boveri (2, 3) ermittelten Bau des Seeigeleies verantwortlich machten. Auch in vielen anderen Fällen mag Mangel an irgend einem Baubestandteil eine Grenze der Formbildung bedeuten.

Aber es ist wohl zu beachten, dass in solchen Fällen doch immer nur Sonderphänomene vorliegen würden; den eigentlichen Grund für die Formbildungsgrenze auf Grund von Kleinheit von Objekten, eben weil sie klein sind, glauben wir in der That in den von uns aufgedeckten Zellenverhältnissen sehen zu können.

Schon die $1/8$ -Larve der Echiniden entwickelt sich langsamer als die normale, und diese Langsamkeit nimmt mit absteigendem Keimwert stetig zu: sollte sich hier etwa das erste Anzeichen dafür äussern, dass eine zu kleine Zellenzahl die Formbildungsprozesse nur mit Schwierigkeiten vollbringen kann?

Auch für Tubularia konnte ich (3) eine erhebliche Verzögerung der Reparation mit abnehmender Stammlänge nachweisen.

Wollen wir uns im folgenden den an der eben genannten Form gemachten Ermittlungen des näheren zuwenden, so sei zunächst bemerkt, dass die kleinsten perisarklosen Stücke, welche mir (4) in 10% der Fälle, noch vollständige Hydranthen lieferten, etwa 1 mm im Durchmesser gross waren. Morgan (15) giebt für Stücke mit Perisark die untere Grenze der Fähigkeit zur Reparation sogar auf $1/7 : 1/3$ mm an,

doch war dann der Hydranth unvollständig. Hier besteht sicherlich, ebenso wie bei den Stolonen der *Clavellina* und bei *Planaria* eine Grössengrenze der Gestaltungsfähigkeit.

Könnte sie dieselben Gründe haben wie bei Keimen von Echiniden? Wir müssen diese Frage wohl einstweilen offen lassen, wie wir uns denn überhaupt hüten müssen, in der Frage nach dem Entwicklungsminimum ein gar zu einheitliches Problem zu sehen.

Unvollständige Bildungen bei *Tubularia*, wie sie von mir (I. 30, 35) und anderen (Peebles [1], Morgan [15, 20]) so zahlreich beschrieben wurden, sind oftmals sicherlich nicht die Folge von zu wenig Material. Kleine, aber immerhin 2 mm lange alleroralste Stücke ursprünglicher Individuen erwiesen sich hier besonders zur Defektbildung prädestiniert, in der Mitte ursprünglicher Stämme sah man solche äusserst selten entstehen. Doch fand ich auch einen entsprechenden Einfluss der Jahreszeit, nämlich im Frühjahr mehr Defektbildungen als im Winter, und hiermit hängt wohl Morgans (20) Ermittlung zusammen, dass junge Stämme geneigter zu Partialbildungen sind als ältere. Alle diese Dinge gehören aber vielmehr zum Kapitel von gewissen unbekannten, inneren organisatorischen Mitteln, in welchem sie denn ja auch bereits gestreift wurden.

Für Stentor bestätigt Morgan (13) im grossen und ganzen Lillies (I. 2) frühere Angaben, vielleicht hat er noch aus kleineren als $\frac{1}{27}$ -Bruchstücken Entwicklung erhalten. Doch warnt er davor, aus dem Grössenvergleich entwickelter Gebilde auf einen solchen ihrer Ausgangspunkte zu schliessen, und eine solche Warnung sprach ich (3) mit Recht in viel allgemeinerer Weise aus: hatten mir doch meine Ermittlungen ergeben, dass bei Kleinkeimen wohl die Keimesflächen in ihrer Proportionalität zum Keimwert gewahrt bleiben, dass aber die Volumina in dieser Hinsicht stets zu klein sind, und konnte ich gleichzeitig nachweisen, dass Boveri (I 3) und Morgan (I 6) in diesem Sinne früher Täuschungen anheimgefallen waren.

Zum Schluss noch eines: Morgan neigt dazu, die Insuffizienz kleinster Keimstücke zur Entwicklung oder Restitution aus einem „Organisationsmangel“ herzuleiten. Soweit Defekte in Frage kommen, die deutlich auf das Fehlen eines bestimmten Teiles in typisch verschieden gebauten Keimen zu beziehen sind, gebe ich das zu. Soweit aber nur die Kleinheit an sich als grenzbestimmend eintritt, gebe ich es nicht zu: harmonisch-äquipotentielle Systeme sind es hier ja allemal, die den Versuchen zu Grunde liegen, und hier kann eben von dem, was man gemeinhin Organisation nennt, gerade nicht die

Rede sein; die Organisation müsste überall dieselbe sein, d. h. eben: sie ist nicht da. Doch ist Entsprechendes im Anschluss an meinen Entlechiiebegriff schon zu wiederholten Malen in diesem Aufsatz erörtert worden.

3. Von der Beendigung morphogener Elementarprozesse.

Was zu dieser Frage, die ursprünglich den Titel für das Ganze hier Behandelte hergegeben hat, neu vorliegt, ist äusserst wenig.

Zur Erörterung steht das Problem, ob es formbildende Vorgänge giebt, die, einmal in Gang gesetzt, unbegrenzt weiter ablaufen, bis ihnen durch einen neuen Faktor eine Grenze gesetzt wird. Eben bei den meisten formgestaltenden Vorgängen ist das, wie oben erörtert, nicht der Fall, sondern hier ist das Ende mit dem Anfang zugleich gegeben, sei es, indem ein bestimmtes festes Materialquantum, für die Formbildung in irgend einer Weise notwendig, zur Verfügung stand und aufgebraucht wurde, oder aus was sonst für einem Grunde.

Dass ich, wegen der Befunde an Kleinkeimen, vermute, bei Ctenophoren wachse das Ektoderm so lange, bis es durch Widerstand sistiert wird, äusserte ich schon im vorigen Aufsätze.

Die von mir (I. 19.) als offene Formen bezeichneten Organismen, also z. B. Hydroiden wachsen sicherlich unbegrenzt fort, bis Äusseres ihr Wachsen sistiert.

Wenn wir ein Kriterium für stattgehabte wahre „Beendigung“ von Formprozessen darin erblicken dürfen, dass eben solche Prozesse nach ihrer Beendigung auch wieder, durch Aufheben der beendigenden Faktoren neu angefacht werden können, so möchte immerhin einiges Material zu unserer Frage vorliegen.

Fast alle diejenigen Organe, welche nicht wieder Ausgang neuer Organbildung werden, die ich daher (I. 19.), ebenso wie die zu ihnen führenden Prozesse, als „ultimär“ bezeichnet habe, sind darum doch, obschon ihr Wachstum in gewissen Perioden abgeschlossen sein kann, der Verstärkung durch funktionelle Anpassung oder der physiologischen Regeneration fähig; selbstredend werden ja auch bei der restituierenden Regeneration, bei kompensatorischer Hypertrophie und anderen Restitutionen schlummernde Proliferationsvermögen wieder angefacht.

Man könnte aus diesen Fakten wohl erstens schliessen, dass diese ultimären Organe eben auch einen mit dem Anfang gegebenen fixen Abschluss besäßen, der hier wenigstens in Erreichung eines Massenminimums bestehe; an und für sich werde dieses Minimum nicht überschritten, es könne aber überschritten werden durch neue Reize.

Zweitens aber könnte man wohl auch darauf schliessen, dass ultimären Prozessen meist ein unbegrenzter Verlauf eigen sei, der aber von aussen sowohl sistiert wie auch wieder angefacht werden könne. Dieser Aussicht neigt bekanntlich Ribbert (I.) zu, der Widerstände für die Sistierung und deren Wiederaufhebung für die Wiederaanfachtung der Wachstumsprozesse verantwortlich macht. So soll z. B. die aus verstärkter Blutzufuhr resultierende Hypertrophie daher rühren, dass durch erstere die Zellen gelockert und damit Widerstände beseitigt würden.

Gelegentlich der Frage nach der Auslösung der Regeneration haben wir diese Probleme ja oben schon gestreift: es ist hier wohl der Ort ganz besonders zu betonen, dass in die Spezifität der Regenerations- wie aller Restitutionserscheinungen durch die Ermittlung, dass Widerstandsaufhebung sie auslöse, ganz und gar kein Einblick gewonnen wäre.

Dass, wie bekannt, manche Organe durch gewisse Gifte zu neuer Proliferation angeregt werden können¹⁾, könnte im Sinne der ersten von beiden ohne erörterten Alternativen, also im Sinne der Neuanfachtung eines oben besondere sistierende Ursache ablaufenden Prozesses gedeutet werden.

Natürlich ist bei allem diesem klar, dass von echter „Beendigung“ der hier erörterten ultimären Prozesse eben nur dann die Rede wäre, wenn, etwa im Sinne Ribberts, Widerstand sie sistiert und dessen Beseitigung sie „wieder-“, nicht „neu-“, anfacht²⁾.

Dass bei Pflanzen, die beinahe insgesamt offene Formen sind, alle unsere Probleme sehr aktuell werden, ist ohne weiteres klar, ich erinnere nur an das Etiolement. Die Pilzuntersuchungen von Klebs bieten hier ein reiches, analytisch durchgearbeitetes Material, zumal über Sistierung und Wiederaanfachtung der vegetativen Formbildung und über Anregung der Fortpflanzung durch Faktoren mannigfacher Art. Leider würde uns ein näheres Eingehen auf diese wichtigen Ergebnisse gar zu weit vom Thema abführen.

Immerhin mag auf einen bedeutungsvollen besonderen Punkt der von Klebs gepflogenen theoretischen Ausführungen die Aufmerksamkeit kurz gelenkt sein, nämlich auf das, wie es scheint, ihres Kieselskeletes wegen wenigstens in einer Richtung begrenzte Wachstum der Diatomeen

¹⁾ Litteratur in O. Hertwigs „Zelle und Gewebe“ II. pag. 141.

²⁾ Haberhandt teilte kürzlich mit (Sitzber. Ak. Wien 111. 1902. pag. 69), dass in Nährlösung isoliert gezüchtete Blattzellen bis zum Elffachen ihres „normalen“ Volumens erreichen können. Das spricht dafür, dass im Gewebeverband ihr Wachstum durch Widerstände wahrhaft „beendet“ gewesen war.

und auf die wahrscheinlich absolute Grössenbeschränkung bei Hydrodictyon und anderen Algen. Klebs erörtert diese Fälle in Bezug auf seine Ansicht, dass Fortpflanzung bei Pflanzen stets durch äussere Bedingungen hervorgerufen werde; er wirft die Frage auf, was aus diesen Formen mit begrenztem Wachstum werde, wenn jene Bedingungen und damit ihre Folge dauernd ausgeschlossen sei. Uns interessieren die genannten Beispiele vor allem deshalb, weil sie zeigen, dass auch bei Pflanzen echt begrenztes Wachsen vorkommen kann.

Alles in allem genommen ist die Frage nach der Beendigung der Elementarprozesse offenbar mehr ein Feld der Probleme als der Resultate.

VII. Das Ganze der Ontogenese. Der Cyklus der Formbildung. Vererbung.

Wenn wir solche Keime der Betrachtung zu Grunde legen, für welche harmonische Äquipotentialität der Blastomeren nachgewiesen ist, so können wir ganz allgemein aussagen, dass in der Potenz derselben, also auch in der Potenz des Keimausganges, des Eies, die Totalität der Formbildung implicate gegeben sei. Da die Potenz der Blastomeren sich hier nun aber nicht als Maschine, sondern als Entelechie, als „intensive Mannigfaltigkeit“, erwies, können wir auch sagen, dass in der Entelechie des Eies die Totalität der Ontogenese gegeben sei.

Für Keime, deren Blastomeren sich in Bruchstückform entwickeln, kann das Gesagte zwar auf diesem Wege nicht in Strenge bewiesen werden; es lässt sich aber wahrscheinlich machen, dass das abweichende Resultat des Fundamentalversuches hier nicht in Potenzdifferenzen, sondern nur in Differenzen der Regulierbarkeit gelegen sei.

Wenn nun aus der Entelechie des Eies Alles folgt, so ergibt sich also als Folge ihrer auch das, was später explicite in statisch-, nicht in dynamisch-teleologischem Gewande dem Beschauer entgegentritt, und was ich als Harmonie, und zwar als Funktional-, Kompositions- und Kausalharmonie bezeichnet habe. Am Schlusse des vorigen Referates sind diese Begriffe erschöpfend definiert worden.

Wenn also, um für zwei der genannten Harmoniearten Beispiele zu bringen, die Lunge der Vertebraten später zur Vermittelung des Gasaustausches, wenn das Gefässsystem der Phanerogamen mit Beginn des funktionellen Lebens zur Saftleitung geeignet ist, so ist diese Funktionalharmonie in der Eientelechie bereits vorgesehen worden, und Kompo-

sitionsharmonie zeigt sich implicite vorgesehen in jedem Falle, wo mehrere nicht unmittelbar voneinander formativ abhängige Teile ein höheres Ganzes zusammensetzen.

Die statische Zweckmässigkeit erweist sich somit nur als die augenfällige Zerlegung der ursprünglichen, implizierten dynamischen, d. h. der Entelechie.

Ja, nicht nur rein formal auftretende Phänomene, wie die genannten, sind so mit der Entelechie des Formbildungsausganges gegeben, sondern auch viele weit seltsamer erscheinende Dinge, wie etwa die Phänomene der mutualen Anpassung bei Blumen und Insekten oder bei den Geschlechtern, wie die in Rücksicht auf die Bedürfnisse des Säuglings zusammengesetzte Milch, wie alle echten Instinkte, verdanken jener Entelechie ihre eigentliche Basis.

Indem so im Grunde alle Phänomene des Lebens auf etwas Nicht-Maschinelles, Autonomes, nämlich auf die Keimentelechie zurückgeführt sind, ist die Wahrscheinlichkeit nicht von der Hand zu weisen, dass sich auch im Einzelnen der Lebensphänomene Autonomie an vielen Stellen zeigen möge, wo sie zur Zeit nicht streng bewiesen werden kann, eine Vermutung, mit der natürlich die Möglichkeit des Auftretens auch der bekannten chemisch-physikalischen Geschehens-Grundformen in vielem Einzelnen des „Lebens“ nicht geleugnet werden soll.

Zwar ermangelt für jenes Einzelne, für das sogenannte „Physiologische“ zur Zeit die Möglichkeit strenger Beweisführung autonomer Grundform, und ich habe in meinen „organischen Regulationen“ ausgeführt, dass nicht einmal so seltsam erscheinende Phänomene wie die Antitoxinbildung oder die Resorption im Darm oder die Sekretion, scheinbar allem physikalisch Bekannten Hohn sprechende Dinge, sich für wirkliche Beweise einer Lebensautonomie verwerten lassen. So möchte z. B. die Darmresorption immer noch auf Grund einer gewissen Struktur und chemischen Tektonik der Darmepithelzellen maschinell mit physico-chemischen Mitteln verständlich sein; die „Abweichungen“ von allen physikalischen Diffusionsgesetzen wären dann nur scheinbare: ihre Annahme beruhte auf einem analytischen Fehler, in dem man nämlich als einen Vorgang ansah, was in Wirklichkeit eine Folge vieler einzelner, typisch lokalisierter Einzelvorgänge gewesen ist; Anfang und Ende der Prozesskette kannte man, die Zwischenglieder und ihre Grundlage nicht. —

Ergibt sich also Autonomie von Lebens- und im Besonderen von Formgeschehen zunächst nur daraus, dass sich die Potenz des Eies, auf Grund einer experimentellen Analyse gewisser von ihr ausgehenden

Entwicklungsphänomene, als Entelechie, als Nicht-Maschine, erweisen lässt, so ist andererseits von mir der Beweis versucht worden, dass sich dieselbe Autonomie von einer ganz anderen Seite her für alles mit dem Formbildungsausgang Zusammenhängende erweisen lässt, nämlich dadurch, dass nicht das, was aus jenem Ausgang zunächst folgt, sondern das, was zu ihm führt, Gegenstand der Analyse bildet:

Das Cyklische an der Formbildung hat man seit langem bemerkt; mit dem Satze: der Organismus bilde seinen Ausgangspunkt wieder, gab ihm Goette (I. 2) zutreffenden Ausdruck. In jüngster Zeit hat man ein besonderes Gewicht auf die „Keimbahnen“ im Lauf der Ontogenese gelegt, auf denen es zur Bildung neuer Formenausgänge, also der Geschlechtsprodukte kommt. Mir scheint, dass man eine bei jeder Differenzierung auftretende Erscheinung hier einseitig in den Vordergrund gestellt hat: wenn überhaupt, was doch der Fall ist, der Organismus eine tektonische Konfiguration vieler Teile ist, und die Keimdrüsen einen besonderen Ort in dieser Konfiguration einnehmen, so müssen sie sich auch auf besonderer Zellenbahn rückwärts bis zum vorigen Ausgang verfolgen lassen. Ganz ebenso wie von Keimbahnen könnte man von einer Leberzellenbahn sprechen und den Weg der Differenzierung der Leberzellen rückwärts verfolgen. Dass oft, aber durchaus nicht immer, die Keimzellen als solche frühzeitig differenziert erscheinen, thut hier auch nichts zur Sache, denn solches kann bei den Zellen sehr vieler anderen Organe auch der Fall sein. Irgendwo müssen alle Organe naturgemäss einmal entstehen, und da der Keim ein typisch geordnetes Gebilde und kein Konglomerat ist, wird dieses „irgendwo“ auch typische Kennzeichnung haben. Nun kommt hinzu, dass, wie Entnahme- und Verlagerungsversuche zeigen, alle Ermittlung von „Bahnen“ in vollster Strenge nur deskriptive Bedeutung besitzt, in höherem Sinne aber manche Abweichung im einzelnen gestattet. Mir scheint daher, dass O. Hertwig mit seinem Ausspruch, dass infolge der Kontinuität der Entwicklung sich jede spezifische Bildung doch auch einmal auf einen bestimmten Teil der Furchungszellen müsse zurückführen lassen, dass aber, wie eben die Versuche lehren, etwas absolut Fixiertes hier nicht vorläge, die relativ geringe Bedeutung der „Bahnen“-Forschung treffend gekennzeichnet hat. Etwaige Kernbefunde in der Keimbahn, wie sie z. B. an *Ascaris* (aber nicht an anderen Nematoden) gemacht sind, ändern an dem Gesagten gar nichts; auch die Kerne verschiedener anderen Organe des Körpers sind unter sich verschieden, und auch bei ihnen kann, wie gesagt, die Spezifizierung und damit das Verschieden-

werden bald früher, bald später eintreten. Übrigens hat der Entdecker jener Befunde bei *Ascaris*, Boveri, solches stets beachtet.

Scheint uns also darin, dass die Keimzellen an bestimmtem Ort und damit in bestimmter Ascendenz entstehen, nichts Seltsames zu liegen, so ergibt sich dagegen ein höchst eigentümliches Problem, sobald wir die nähere Art, wie sie entstehen, mit den Charakteren, die ihnen wegen der späteren Leistung zugeschrieben werden müssen, zusammenhalten.

Weismann, der sich die Keimzellen als komplizierte Maschinerien, die Ontogenese unter Zerlegung dieser Maschinerien geschehend dachte, sah ein, dass der neue Ausgang, das neue Ei, mit seiner Maschinerie nur denkbar sei, wenn die Maschinerien mehrfach vorhanden, wenn nur jeweils eine zerlegt, wenn aber der Rest „kontinuierlich“ von Ei zu Ei als „Keimplasma“ weitergegeben würde. Nach ihm hatte daher die „Keimbahn“ wirklich eine gesonderte Bedeutung. Schon Haacke (I. 1) hat die Schwierigkeit betont, die Weismann aus der Notwendigkeit einer Teilung und Wiedervervollständigung seiner Maschinen¹⁾ erwachsen musste.

Ich selbst (5, 6) erkannte hier ein Problem viel allgemeinerer Art: nicht nur in den Generationsorganen, sondern an vielen anderen Orten, z. B. im Cambium der Phanerogamen, liegen Gebilde vor, die sich aus Einheiten zusammensetzen, deren jede einen komplizierten typisch-spezifischen Folgevorgang aus sich geschehen lassen kann. Im Sinne des physico-chemischen Dogmatismus müsste also jedes Element hier eine Maschine bergen. Nun stammt aber jedes unserer Gebilde, die ich äquipotentielle Systeme mit komplexen Potenzen nannte, letzthin von einem Element durch Teilung ab, und eben deshalb ist die „komplexe Potenz“ der Elemente des Systems hier nicht als Maschine denkbar, da eine nach drei Dimensionen des Raumes typisch-spezifische Maschine, wenn man sie teilt, nicht ganz bleibt²⁾. Jene

¹⁾ Wenn auch nach Weismann bei jeder Ontogenese immer nur ein „Id“ zerlegt und der Rest unzerlegt auf der „Keimbahn“ weitergegeben wird, so muss naturgemäß die Zahl der Ide, welche = n sein möge, in n -Ontogenesen aufgebraucht sein; durch gleichzeitige Bildung vieler Geschlechtsprodukte findet ebenfalls ein Aufbrauchen derselben statt. Die Ide müssen sich also vermehren können, und solches könnte nur durch Teilung mit nachfolgender Vervollständigung geschehen. Eben dieser Prozess ist unmöglich, sobald die Ide physico-chemisch als Maschinen gedacht sind.

²⁾ Im Anschluss an die vorige Anmerkung beachte man, dass ich den auf die Unmöglichkeit der Teilung einer Maschine basierten Beweis der nicht-maschinellen Natur des in Frage kommenden Agens ganz direkt, und ohne Rücksicht auf die durch Weismanns Spezialfiktion (Zusammensetzung des Keimplasmas aus Iden) gegebene Komplikation, die ja nur ein Hinausschieben des Problems ist, geführt habe.

Potenz ist vielmehr als „Entelechie“, als „intensive Mannigfaltigkeit“, als nicht anschaulich zu denken.

So wird also die Genese der Generationsorgane zu einem Beweis der Autonomie des Lebensgeschehens, weil sie einen Fall der Genese komplex-äquipotentieller Systeme darstellt.

Es ist klar, dass damit, wie wir andeuteten, von anderer Seite als oben, nämlich nicht aus den Folgen der Formausgänge, sondern aus den Voraussetzungen ihrer Bildung, ihre Potenz als Entelechie erwiesen ist.

Aus der „Kontinuität des Keimplasmas“, das eine Maschine sein sollte, ist damit eine Kontinuität der Keimentelechie als Grundlage der „Vererbung“ geworden. —

Es liegt nun wohl nahe, die Frage aufzuwerfen, wie sich die Übertragung unserer Entelechie denn zu dem stelle, was man als Grundlage der Vererbung, zumal der zweigeschlechtlichen, wirklich sieht, also hauptsächlich zur Übertragung eines gewissen Quantum von Kernsubstanz.

Leider ist aber hier nicht der Ort, wirklich tief in diese allerschwierigste der naturtheoretischen Fragen einzudringen, in eine Frage, die uns sofort mitten in die Erkenntnistheorie und in die Analyse der letzten Naturbegriffe führen würde.

Nur davor will ich warnen: in dem Chromatin gar zu viel Wichtiges und Mystisches zu vermuten. Vielleicht ist das, was wir da sehen und zum Teil selbst chemisch kennen, ohne alle tiefere Bedeutung; jedenfalls ist es wohl nicht mehr als ein „Mittel“¹⁾.

Ja, selbst wenn wir (s. pag. 870 f.) zugeben wollen, dass Boveri (4) eine Verschiedenheit der Chromosomen wahrscheinlich gemacht habe, könnte das, wie wir schon andeuteten, nur eine Verschiedenheit in Hinsicht gewisser für Formbildung notwendiger Mittel, etwa stofflicher Art, sein. Etwas für die Formbildungsprozesse in ihrer Spezifität und Tektonik Wesentliches könnte in dieser Chromosomendifferenz schon deshalb nicht vermutet werden, weil damit der Kern zu einer dreidimensional verschiedenen Maschine werden würde, eine solche sich aber nicht teilen kann, (mein zweiter Autonomiebeweis), was doch der Kern gar oftmals thut. Aber mich dünkt, auch von dem eben Gesagten abgesehen, könnten in den „verschiedenen“ Chromosomen nur in sehr allgemeiner Weise morphogenetische Mittel erblickt werden, und man

¹⁾ Nur als Stoffmagazin fasst auch Rhumbler (5) neuerdings den Kern auf. Man vergleiche hierzu die geringe eigentlich spezifizierende Bedeutung, welche die neuere Hirnphysiologie (Loeb, Bethe) den Ganglienzellen vindiziert.

muss sich ganz besonders hüten, hier etwa für jede „Eigenschaft“ des Organismus im Kern einen Vertreter, sei es auch nur als (chemisches) Mittel, sehen zu wollen. Solche Ansicht führt sofort in Absurditäten, wenn man sich die ungeheure Zahl der „Eigenschaften“ etwa eines erwachsenen Seeigels und das Schwankende des ganzen Begriffes vor Augen führt. Auf dem Weismannschen Standpunkt, für den neben den „Eigenschaften“ auch deren Entfaltungsgesetz im Kern gegeben war, ging eine derartig detaillierte Eigenschaftshypothese noch allenfalls an, aber mit jenem Standpunkt fiel zugleich die Möglichkeit zu etwas auch nur irgendwie Ähnlichem. Was für „Eigenschaften“ hat schon allein das Skelet des Pluteus oder eine Pedicellarie! Für welche derselben sollen im Kern Mittel-Repräsentanten gegeben sein? — Ich gestehe es offen, dass mir alle diese Erwägungen schwerwiegende innere Bedenken sogar gegen die sachliche Richtigkeit jener von Boveri ja doch nicht „bewiesenen“ Chromosomenverhältnisse zu sein scheinen. —

Endlich möchte ich jede Art „chemischer Vererbungstheorie“, zu der neuerdings manche, z. B. H. Winkler (4) neigen, ganz besonders ablehnen. Dass wegen der typisch räumlichen Ordnung nicht einmal ein Stoffgemisch, geschweige denn ein spezifischer „Stoff“ der „Träger der Vererbung“ sein könne, das haben in voller Klarheit schon Roux und Weismann erkannt, und ich habe jüngst (7) ausgeführt, dass ich die logische Berechtigung einer Seite ihrer Theorien durchaus zugebe, wenn auch aus anderen, tieferen Gründen, nämlich weil „Maschinen“ hier überhaupt nicht in Frage kommen, das Ganze ihrer Ausführungen fallen muss. Aber auf maschinellem Boden hatten die genannten Forscher nach einer Seite hin Recht, während ihre Gegner, wie, ausser mir, O. Hertwig u. a. nach einer anderen Seite, als Gegner der Zerlegungslehre, im Recht, nach jener Seite hin aber, als Gegner der Lehre von der komplizierten Tektonik des Formausganges, im Unrecht waren.

Die Entelechielehre versöhnt beide Parteien: wenn überhaupt keine Maschine in Frage kommt, ist die Alternative, ob sie einfach oder kompliziert sei, ohne Belang; die Entelechielehre versöhnt auch die Begriffe Evolution und Epigenesis.

Eine chemische Vererbungstheorie hätte vielleicht eine Berechtigung, wenn die Organisation der Lebewesen so beschaffen wäre wie die der Krystalle. Aber das ist sie nicht. Und selbst wenn sie es wäre, würde die „Bedeutung“ jener Vererbungstheorie nur darin bestehen,

dass man sagen könnte: „mit dieser chemischen Verbindung ist diese nicht weiter auflösbare Form in unverständlicher Weise untrennbar verknüpft.“

Der Organismus ist aber kein Krystall, auch keine Maschine, sondern, wenn man einmal ein Gleichnis haben will, noch am ehesten eine Fabrik. W. Pfeffer hat ihn wiederholt so bezeichnet; er gerade, der auf der Basis der Maschinentheorie steht, hatte eigentlich kein Recht so zu thun: integrierende Bestandteile einer Fabrik sind doch Menschen, unter verschiedener Abstufung ihrer Verantwortlichkeit; ob er aber den handelnden Menschen so ohne weiteres als dem physico-chemischen Dogmatismus unterstehend angesehen wissen will, darüber äussert sich Pfeffer nicht.

Wir aber können mit Fug und Recht den Organismus einer Fabrik vergleichen: Nicht-Maschinelles spielt in ihm eine Rolle, von Nicht-Maschinelltem ging er aus, zu Nicht-Maschinelltem führt er im cyklischen Verlauf. Der letzte Punkt ist derjenige, wo das Gleichnis versagt.

Dass den Vertretern einer chemischen Vererbungstheorie eigentlich die Pflicht erwüchse, sich mit dem Begriff der lebendigen Substanz, auf dessen Schwierigkeiten ich jüngst (5) hinwies, auseinanderzusetzen, sei hier nur kurz erwähnt. —

Gedankenanalysen tiefster Art stehen dem jungen und doch so alten Begriff der Entelechie bevor: an der Energetik, vor allem an deren zweitem Satze, wird er seine Festigkeit zu erproben haben; vielleicht werden dabei beide Teile zu Konzessionen gezwungen sein. —

III.

Über die Entstehung des Corpus luteum der Säugetiere.

Von

J. Sobotta, Würzburg.

L i t t e r a t u r.

A. Litteratur von 1899 (soweit citiert).

1. Paladino, G., Ulteriori ricerche sulla distruzione e rinnovamento continuo del parenchima ovarico nei mammiferi. Napoli 1887.
2. Rabl, H., Beitrag zur Histologie des Eierstocks des Menschen etc. Anatomische Hefte Bd. XI. 1898.
3. Sobotta, J., Über die Bildung des Corpus luteum bei der Maus. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XLVII. 1896.
4. Derselbe, Über die Bildung des Corpus luteum beim Kaninchen etc. Anatomische Hefte Bd. VIII. 1897.
5. Derselbe, Noch einmal zur Frage des Corpus luteum. Archiv für mikr. Anat. Bd. LIII. 1898.
6. Stratz, C. H., Der geschlechtsreife Säugetiereierstock. Haag 1898.

B. Litteratur von 1899—1901/1902.

7. Bouin, P., Atrésie des follicules de de Graaf et formation des faux corps jaunes. Note prélim. Bibliogr. anat. T. VII. 1899.
8. Bühler, A., Entwicklungsstadien menschlicher Corpora lutea. Verhandlg. der anat. Gesellsch. 14. Versamml. zu Pavia 1900.
9. Cornil, V., Notes sur l'histologie des corps jaunes de la femme. Annal. I de gynécol. T. LII. 1899.
10. Honoré, Ch., Recherches sur l'ovarie du lapin. II. Recherches sur la formation du corps jaune. Arch. de Biologie. T. XVI. 1899.
11. Kopsch, F., Corpora lutea vom Schwein und zwar vom 3., 6. und 10. Tage nach der Befruchtung (Präparate des Herrn Stabsarzt Dr. Menzer, Demonstration). Verhandlg. Anat. Gesellsch. Bonn 1901.

12. Kreis, O., Über Entwicklung und Rückbildung des Corpus luteum spurium beim Menschen. Arch. f. Gynäkol. Bd. LVIII. H. 2. 1899.
13. Marshall, F. H. A., Preliminary communication on the oestrous cycle and the formation of the corpus luteum in the sheep.
14. Paladino, G., Per la dibattuta questione sulla essenza del corpo luteo. Anat. Anz. Bd. XVIII. 1900.
15. Störkel, W., Über die cystische Degeneration der Ovarien bei Blasenmole, zugleich ein Beitrag zur Histogenese der Luteinzellen. S. A. aus der Festschrift für Fritsch. Jahr?
16. van der Stricht, O., La rupture du follicule ovarique et l'histogénèse du corps jaune. Compt. rend. de l'assoc. des Anat. Lyon 1901. Diskussion van Beneden.
17. Derselbe, La ponte ovarique e l'histogénèse du corps jaune. Bull. de l'Acad. roy. de Belg. 1901.
18. Waldeyer, W., Normales Corpus luteum einer 45jährigen Frau mit zwei grossen Corpora lutea. Verh. Anat. Gesellsch. zu Tübingen. 1899.
19. Wendeler in Martins Handbuch: Die Krankheiten der Eierstöcke und Nebeneierstöcke.

Über den gleichen Gegenstand, die Histogenese des Corpus luteum der Säugetiere, habe ich bereits im VIII. Bande dieser Ergebnisse berichtet und die Litteratur über diesen Gegenstand bis gegen Ende des Jahres 1899 berücksichtigt.

Von der Redaktion der „Ergebnisse“ aufgefordert, ein Thema auch in diesem Bande zu besprechen, glaubte ich deswegen wiederum das gleiche Gebiet wählen zu können, weil seit dem Erscheinen des vorigen Referates mehrere wichtige, den Gegenstand behandelnde Arbeiten erschienen sind, wie überhaupt die Frage nach der Histogenese des Corpus luteum seit der ersten Publikation des Referenten (siehe Bd. VIII pag. 924) zu lebhaften Diskussionen Veranlassung gegeben hat.

Ich hatte am Schlusse meines vorigen Berichtes die bis gegen Ende des Jahres 1899 gewonnenen Resultate über die Histogenese des Corpus luteum dahin zusammengefasst, dass alle Autoren, welche sich wirklich mit der Entwicklung des gelben Körpers der Säugetiere beschäftigt und nicht bloss Objekte unsicherer Herkunft und zweifelhaften Charakters untersucht haben, zu den gleichen Resultaten gekommen sind, dass das Corpus luteum eine epitheliale Bildung ist insofern als seine hauptsächlichsten und charakteristischen Elemente aus einer (hypertrophischen) Veränderung der Epithelzellen des geplatzten Follikels hervorgehen, während nur das Bindegewebe des Corpus luteum von der Theka seinen Ursprung nimmt. Zu diesem Resultate waren der Referent (3, 4) für die Maus und das Kaninchen, Stratz (6) für Tarsius, Sorex und Tupaja, van Beneden-Honoré für das Kaninchen, Bonnet für

den Hund gelangt. Die Ergebnisse der Arbeit von Belloy¹⁾ konnte Referent damals nur nach anderen Autoren citieren; auch bis jetzt war es mir nicht möglich, die Originalarbeit zu erhalten, was indes nach der fast einstimmigen Beurteilung derselben durch andere Forscher kaum zu bedauern ist. Es scheint aus der Arbeit von Belloy nur das eine hervorzugehen, dass auch beim Meerschweinchen und der Ratte des Corpus luteum ebenfalls eine Bildung des Follikelepithels ist; die Herkunft des Bindegewebes des gelben Körpers scheint aber Belloy völlig verkannt zu haben, da er auch diese Elemente, selbst Blutkörperchen, vom Follikelepithel herleitet²⁾.

Gegenüber den Resultaten dieser Autoren können, so hob ich hervor, die übrigen Angaben, welche abweichend lauten, nicht ins Gewicht fallen, weil sie sich nicht auf nachweisbare Entwicklungsstadien des Corpus luteum beziehen. Die Behauptung His, die Bildung des Corpus luteum ginge bei grösseren Säugetieren anders vor sich als bei der Maus und die Abstammung von der inneren Thekaschicht des Follikels sei bei solchen nicht zu bezweifeln, ist, wie die Untersuchung neuerer Autoren zeigen, ebensowenig berechtigt³⁾.

Betrachtet man die Litteraturliste am Kopfe des Berichtes, welche die Arbeiten vor Ende 1899 bis Mitte des Jahres 1902 umfasst, so finden sich zwar ziemlich zahlreiche Nummern; aber es sind nur drei Arbeiten, durch welche unsere Kenntnisse von der Histogenese des gelben Körpers wesentlich gefördert werden; diejenigen von Honoré (10), van der Stricht (17) und Marshall (15).

Ich will deswegen zunächst über diese drei Veröffentlichungen ausführlicher berichten, ehe ich mich an die Besprechung der weiteren Litteratur mache.

Über die Resultate der Arbeit von Honoré, soweit dieselben von van Beneden mitgeteilt wurden, habe ich bereits kurz im vorigen Referat berichtet. Da die ausführliche Veröffentlichung nun erschienen ist, dürfte es wohl nötig sein, nochmals die Ergebnisse derselben zusammenzufassen.

Honoré (10) untersuchte die Bildung des Corpus luteum beim

¹⁾ In meinem vorigen Bericht steht fälschlich Bellog. Das ist kein Versehen von mir und auch kein Druckfehler, sondern ich habe den Namen des Autors nach den Mitteilungen von van Beneden (Verhdlg. d. Anat. Gesellsch. zu Tübingen 1899) citiert, wo — wohl infolge eines Druckfehlers — Bellog statt Belloy zu lesen war.

²⁾ In der That ist es viel leichter festzustellen, dass das Epithel des Graaf'schen Follikels sich nach dem Platzen erhält und zu den Epithelzellen des Corpus luteum umbildet als die Umwandlung der Theka zum Bindegewebe des gelben Körpers zu verfolgen.

Kaninchen in derselben Weise, wie dies vorher vom Referenten bei der Maus und demselben Objekt geschehen war (siehe den Bericht in Band VIII dieser Ergebnisse); es handelte sich also um ein durchaus einwandfreies Untersuchungsmaterial, welches etwas grösser war als dasjenige, welches dem Referenten vom Kaninchen zu Gebote stand, aber wesentlich kleiner, als das von mir bei der Maus untersuchte.

Honoré bespricht zunächst kurz die Litteratur, wobei die Arbeit von Clark (5) eine ebenso scharfe Beurteilung und Abfertigung erfährt, wie dies von seiten des Referenten geschehen ist. Als Material lagen vor: reife Follikel, junge Corpora lutea (bezw. frisch geplatzte Follikel) von 13, 16, 23, 30, 36, 38 $\frac{1}{2}$, 48, 52 und 62 Stunden; ferner wurden Corpora lutea von 6, 9 und 11 Tagen Alter untersucht, zufälligerweise also eine Reihe Stadien von genau gleichem Alter wie die, welche Referent benutzte. Aus der Beschreibung der reifen Follikel von Seiten Honorés hebe ich die Thatsache hervor, dass Mitosen im Epithel des völlig sprungreifen Follikels beobachtet wurden. Von den Hüllen des Graafischen Follikels beschreibt Honoré die äussere Thekalage als bindegewebig-lamellär, die innere aus zwei Elementen zusammengesetzt aus grossen plasmareichen und gewöhnlichen spindelförmigen Elementen.

Aus dem zweiten Kapitel der Arbeit von Honoré, welches vom frisch geplatzten Graafischen Follikel handelt, ist bemerkenswert die Angabe, dass auch jetzt noch, wenn auch nur vereinzelt, Mitosen im Epithel vorkommen, in den Thekazellen die Mitosen noch fehlen. Der frisch geborstene Follikel hat Kelchform und enthält Reste von Liquor folliculi. Konstant findet Honoré intraepitheliale Hämorrhagien (siehe darüber auch den Bericht in Band VIII dieser Ergebnisse.)

Es folgt dann die Beschreibung des Corpus luteum von 23 Stunden: das Gebilde hat noch die Form des offenen Kelches mit Resten des Liquor und Blutkörperchen. Zwischen den Zellen der tieferen Lagen des Epithels finden sich — unter gleichzeitigem Verschwinden der Membrana propria an diesen Stellen — spindelförmige Zellen, welche teils von den Spindelzellen der inneren Thekaschicht teils den grösseren Elementen dieser Lage (nach vorausgegangener Teilung), zum geringen Teil aber auch von den Zellen der äusseren Thekaschicht stammen. Honoré beschreibt relativ wenig Mitosen der grossen Zellen der inneren Thekaschicht und glaubt auch, dass die Zahl der Elemente dieser Schicht jetzt noch nicht wesentlich abnimmt. Die grossen inneren Thekazellen sind auf diesem Stadium von denen des Epithels so grundverschieden, dass eine Verwechslung ausgeschlossen ist. Ausser den bindegewebigen Zellen findet Honoré in diesem Stadium bereits endo-

theliale Zellen als Gefässsprossen der Thekagefässe mit vereinzelt Mitosen.

Ein weiteres Kapitel widmet Honoré dem Stadium von 30 Stunden post coitum: Die Form des jungen Corpus luteum beginnt sich zu runden, und es nimmt an Grösse zu. Die Rissöffnung ist noch zu sehen aber schon verkleinert. Es zeigt sich eine Hypertrophie der Epithelzellen und zwar des Kernes sowohl wie des Protoplasmas. Die spindelförmigen Bindegewebszellen reichen durch fast die ganze Dicke des Epithels bis fast zur Höhlung. Die einst scharfe Grenze zwischen Epithel und Bindegewebe ist noch viel undeutlicher geworden. Die grossen Zellen der inneren Thekaschicht liegen nur in zerstreuten Gruppen beisammen und lassen vereinzelt Mitosen erkennen.

38¹/₂ Stunde nach dem Coitus erscheint das Corpus luteum des Kaninchens nach Honoré in mehr abgerundeter Form. Die Rissöffnung ist geschlossen, jedoch ist die Stelle noch erkennbar. Die Epithelzellen sind stark hypertrophiert und sind jetzt den grossenteils noch erhaltenen grossen Zellen der inneren Thekaschicht ähnlich geworden. Letztere bleiben — mit Ausnahme derer, die sich mitotisch teilen — unverändert in getrennten Gruppen liegen, gegen das Epithel schlecht oder durch einzelne platte Bindegewebszellen abgegrenzt. Die Bindegewebszellen zwischen dem Epithel zeigen deutlich Mitosen, ebenso die Endothelien der Gefässsprossen.

Im Stadium von 48 Stunden nach dem Coitus ist das Corpus luteum noch wesentlich gewachsen; die Rissöffnung ist zwar völlig geschlossen, ihre Stelle aber noch erkennbar. Die Bindegewebszellen dringen vorzugsweise in radiärer Richtung ins Epithel vor; in grösserer Zahl finden sie sich in der der Rissstelle gegenüberliegenden Seite des Corpus luteum.

Da die grossen Zellen der inneren Thekaschicht nicht genügend Mitosen zeigen, um sich sämtlich in gewöhnliche Bindegewebszellen umzubilden, nimmt Honoré an, dass sie sich zum grossen Teil erhalten.

62 Stunden nach dem Coitus findet Honoré enorm viele Mitosen in den Bindegewebszellen; sie gehen aus der ursprünglich radiären auch in die transversale Richtung über und durchbrechen so die Säulen der Epithelzellen, sodass Gruppen von 2—3 Epithelzellen ringsum von spindelförmigen Bindegewebszellen umschlossen werden. Auch die Vakularisation schreitet jetzt von der Peripherie aus bis gegen das Centrum hin vor. Um diese Zeit sind alle Teile des Corpus luteum fertig gebildet, in der Folgezeit findet nur ein weiteres Wachstum statt.

In 6 Tage und auch noch in 11 Tage alten gelben Körpern fand Honoré noch einige der unveränderten grossen Zellen der inneren Thekaschicht, die aber von den Epithelzellen trotz ihrer Ähnlichkeit zu unterscheiden waren. Letztere sind mitunter zweikernig.

Soviel über die Angaben von Honoré, welche eine vollständige Bestätigung der vom Referenten gewonnenen Resultate darstellen. Dass die Differenzen unserer beider Darstellungen nur geringe sind, darauf habe ich zum Teil bereits im vorigen Bericht hingewiesen (Bd. VIII dieser Ergebnisse). Es dürften mehrere der in Einzelheiten voneinander abweichenden Angaben wohl darauf zurückzuführen sein, dass wir beide kein sehr grosses und kein ganz lückenloses Material zur Verfügung hatten. So habe ich das Übrigbleiben unveränderter Elemente der inneren Thekaschicht in späteren Stadien nicht beobachten können; ebensowenig waren die kleinen intraepithelialen Hämorrhagien an meinem Untersuchungsmaterial nicht annähernd so reichlich und konstant, wie dies Honoré angiebt.

Dagegen hat Honoré trotz seines grösseren Materials zwei von mir beschriebene Thatsachen nicht beobachtet, denen ich bisher auch nur sehr geringe Bedeutung beilegte, die aber angesichts neuer Untersuchungen namentlich von van der Stricht (s. u.) doch interessant genug sind.

Erstlich beobachtete ich in einem — allerdings einem einzigen Falle — Mitosen auch in den Epithelzellen des Corpus luteum. Da bei der Fledermaus nach van der Stricht (s. u.) in einer ebenfalls nur kurzen Zeit der Entwicklung ausser der Hypertrophie der Epithelzellen auch eine Vermehrung derselben statt hat, so ist es möglich, dass Honoré (sowohl wie mir) ein kurz dauerndes Stadium der Entwicklung des Corpus luteum des Kaninchens entgangen ist, in welchem Mitosen der Epithelzellen konstant vorkommen. Alsdann würde meinem Befunde nicht bloss die zufällige Bedeutung zukommen, wie ich annahm.

Zweitens beobachtete ich in einigen Stadien der Entwicklung des Corpus luteum des Kaninchens (52 und 62 Stunden nach dem Coitus), dass hypertrophierte Epithelzellen innerhalb des ehemaligen Liquorrestes über die Eierstocksoberfläche prominierten selbst in Gestalt pilzartiger makroskopisch schon sichtbare Pröpfe.

Da Honoré hiervon weder etwas beschreibt noch abbildet, so dürfte er auch nichts davon gesehen haben. Dass die Erscheinung aber keine ganz zufällige, wenn auch beim Kaninchen nicht annähernd konstante

ist, geht aus den unten zu besprechenden neueren Untersuchungen von van der Stricht hervor¹⁾.

Die Mitteilungen von van der Stricht (16/17) betreffen den Eierstock mehrerer Fledermausarten (*Vespertillo pipistrellus*, *V. murinus*, *Plecotus auritus*, hauptsächlich aber *Vesperugo noctula*) und zwar beziehen sie sich auf ein reiches Material (Zahlen werden nicht angegeben). Das Alter aller Corpora lutea war bekannt, da die entleerten beziehungsweise befruchteten Eier nachgewiesen wurden.

van der Stricht beschreibt eine Reihe von Stadien und lässt dann einige allgemeine Angaben folgen. Was die Struktur des sprungreifen Follikels betrifft, so giebt van der Stricht an, dass die grossen Zellen der inneren Thekaschicht mit Fettkörnchen beladen sind. Zwischen Epithel und Theka findet sich eine Glashaut. Zur Zeit des Follikelsprunges fehlen Mitosen im Follikelepithel bereits völlig, sind dagegen kurz vorher noch vorhanden; ebenso fehlt aber auch jedes Anzeichen einer chromatolytischen Degeneration. Dagegen können sich gelegentlich im Protoplasma der Epithelzellen schon Fettkörnchen finden.

Zur Zeit des Follikelsprunges findet sich eine weite Rissöffnung, durch welche die gesamte Follikelflüssigkeit nebst dem Ei und dem Discus proligerus und Teilen des eigentlichen Follikelepithels derart entleert wird, dass diese Teile einen zunächst mit der Eierstocksoberfläche in Zusammenhang bleibenden Strang bilden, der zugleich die Rissöffnung verstopft.

Nach dem Follikelsprung füllen die Follikelwände nahezu die ganze ehemalige Follikelhöhle aus, indem sie sich fast unmittelbar aufeinanderlegen. Blutextravasate konnte van der Stricht niemals weder zur Zeit des Follikelsprunges noch nachher beobachten. Die Glashaut zwischen Epithel und Theka wird unregelmässig von Fortsätzen der letzteren gegen das erstere vorgewölbt.

In der Theka findet man noch keine Mitosen. Die zwischen den grossen Elementen derselben gelegenen interstitiellen Zellen sind jetzt zum Teil radiär gestellt. Im Epithel finden sich weder Mitosen noch auch Anzeichen einer Vermehrung.

Im nächsten Kapitel beschreibt dann van der Stricht das junge Corpus luteum der Fledermäuse während der Bildung der

¹⁾ Auch van Beneden (Diskussion zu 16) erwähnt das gleiche Verhalten in noch viel stärker ausgebildetem Masse als beim Kaninchen bei der Fledermaus (*Rhinolophus*). Der extraovarielle Teil des Corpus luteum hat dann die Form eines Champignon und ist an Masse oft nicht geringer als der intraovarielle.

Vorkerne. Das Corpus luteum nimmt an Grösse zu; es tritt eine Höhlung auf, die mitunter klein bleibt, meist aber eine mittlere Grösse erreicht — ungefähr die Hälfte des Durchmessers des Corpus luteum selbst — in seltenen Fällen noch grösser wird ($\frac{2}{3}$ — $\frac{3}{4}$). Der Inhalt der Höhle koaguliert bei Anwendung von Konservierungsflüssigkeiten und enthält auch Leukocyten. Die nach dem Follikelsprung länglich gewordenen Zellen des Epithels nehmen rundlich polygonale Form an, zeigen regelmässiger Konturen und eine Hypertrophie von Protoplasma und Kern. Ferner tritt eine stärkere Ansammlung von Fettkörnchen in vielen Zellen auf, wodurch sie zu „jeunes cellules à lutéine“ werden. Solche Zellen kommen sehr unregelmässig verteilt vor, selbst in dem „bouchon épithélial obturateur“; ferner ist auch der Grad der Fettanhäufung ein sehr verschiedener.

Merkwürdigerweise machen auch unter den das Ei in den Eileiter begleitenden Epithelzellen gelegentlich einige dieselben Veränderungen durch wie die im Follikel zurückgebliebenen Epithelzellen.

Gelegentlich fand van der Stricht unter den hypertrophierenden Follikelepithelien zweikernige Zellen, die teils aus mitotischer oder amitotischer Teilung hervorgehen sollen, teils aber durch Verschmelzung zweier Zellen.

Zwischen den hypertrophierenden Follikelepithelien finden sich nun Bindegewebszellen der inneren Thekaschicht und zwar beteiligen sich die grossen fettführenden Elemente der Theka inkonstant unter mitotischen Teilungen ihrer Elemente, die kleineren nicht fettführenden Thekazellen dagegen aktiv und ganz regelmässig an diesem Prozess. Durch Einwanderung dieser beiden Arten von Thekazellen ins Epithel („entre les éléments de lutéine“ wie van der Stricht sich ausdrückt) entstehen zunächst radiäre, dann auch schräge Bindegewebszüge; auch auf der Innenfläche des Epithels gegen die centrale Höhle hin bildet sich eine dünne bindegewebige Membran.

Noch zwei Angaben aus diesem Kapitel der Arbeit von van der Stricht möchte ich hervorheben, erstlich: „à certains endroits la membrane vitrée n'est plus visible et la délimitation entre ces deux couches est vague“; ferner wird angegeben (pag. 11), dass die Mitosen in den Zellen der Theka erst in späterer Zeit auftreten.

Der „bouchon épithélial obturateur“ in der ehemaligen Follikelöffnung verschwindet allmählich derart, dass die an das übrige Epithel des Corpus luteum angrenzenden Teile diesem zugeschlagen werden. Infolgedessen ist die an der Rissstelle des Follikels gelegene

Wand des Corpus luteum immer dicker als die gegenüberliegende. Die oberflächlich gelegenen Teile des Pfropfes werden durch die Näherung der ehemaligen Follikelränder und ihre Neigung zur Vernarbung abgeschnürt, bleiben aber an der Eierstocksoberfläche auch nach erfolgter Vernarbung (durch Bindegewebe und Keimepithel) noch eine zeitlang hängen, machen eine Art Metamorphose zu „Luteinzellen“ durch, finden sich selbst in Resten noch während der Eifurchung im Eileiter.

Aus dem folgenden Abschnitt der Arbeit von van der Stricht: Die Struktur des Corpus luteum während der Furchung des Eies in der Tube, hebe ich folgendes hervor: Die Art und Weise der Entwicklung des Corpus luteum ist stets die gleiche; nur vollzieht sie sich bald rascher bald langsamer. Die Höhlung des Corpus luteum kann sich noch vergrössern, so dass die Wandschicht eine relativ geringe Dicke hat. Später, wenn das Ei im Uterus ist, verkleinert sie sich aber stets wieder, indem sich Bindegewebe und Leukocyten in ihrem Reste zeigen. War die Höhlung klein, so verschwindet sie schon auf viel früherer Entwicklungsstufe.

Die Verkleinerung der Höhle geschieht sowohl durch Verdickung der Wandstärke als auch durch Proliferation des inneren Bindegewebsringes.

Die Epithelzellen hypertrophieren noch stärker (s. auch unten) und beladen sich allmählich mit Fettkörnchen. Dies geschieht zu verschiedener Zeit. Wenn das Ei in den Uterus gelangt, haben alle Zellen den „*caractère typique de cellules à lutéine*“. Die Fettinfiltration wird später jedoch noch grösser.

Ferner findet eine stärkere Ausbildung der Bindegewebszüge statt und es erfolgt durch Gefässsprossen mit Endothelmitosen eine Ausbreitung von Kapillaren und somit eine Vaskularisation der ganzen Wandstärke des Corpus luteum.

Eine besondere Besprechung widmet van der Stricht den Mitosen im Corpus luteum der Fledermäuse: die ersten Mitosen finden sich im Stadium der Vorkerne; sie betreffen die Bindegewebszellen der Theka (auch die grossen Thekazellen nach Angabe van der Strichts an anderer Stelle) sowohl in dieser Schicht selbst als auch auf ihrem Wege ins Epithel. Etwas später zeigen auch die Epithelzellen zunächst spärliche Mitosen.

Zur Zeit der Furchung des Eies findet man im Corpus luteum der Fledermäuse zahlreiche Mitosen. Diese gehören drei Zellarten an: 1. den Endothelien der Gefässsprossen und Kapillaren; 2. den Bindegewebszellen; 3. der *cellules épithéliales à lutéine*.

Bei letzteren zeigen sich Mitosen auch in den Gruppen der mit **Fettkörnchen** infiltrierten Zellen, wobei das Fett zu verschwinden scheint (nur einmal wurde eine mitotische Figur bei erhaltenen Fettkörnchen gesehen). Die Mitosen im Epithel hören bald wieder auf, während die beiden anderen Formen von Mitosen länger andauern.

Die rein thatsächliche Darstellung der Entwicklung des Corpus luteum der Fledermäuse seitens van der Strichts deckt sich also in allen hauptsächlichen Punkten mit der vom Referenten gegebenen Darstellung und den Befunden von Stratz und Honoré. Die einzige Differenz läge in dem regelmässigen Vorkommen von Mitosen im Follikelepithel. Es würde also nicht nur eine Hypertrophie, sondern auch eine Hyperplasie dieser Zellen bei der Fledermaus vorkommen, während bei der Maus eine solche sich nicht findet, in keinem Stadium der Entwicklung des Corpus luteum, und die Erscheinung beim Kaninchen von Honoré garnicht, von mir nur ein einziges Mal in geringer Ausdehnung gefunden wurde. Ebenso wenig fand Stratz Epithel-Mitosen nach dem Follikelsprung und im jungen Corpus luteum bei Tarsius, Tupaja und Sorex.

An und für sich ist es ja nicht zu verwundern, dass die Veränderungen, welche die Epithelzellen des geplatzten Follikels bei ihrer Umwandlung zu Zellen des Corpus luteum machen, bei manchen Tieren, bei denen die Zahl der im geplatzten Follikel zurückbleibenden Zellen etwa eine relativ kleine ist, nicht bloss auf dem Wege der einfachen Vergrösserung der Zelle von sich geben, sondern dass auch durch Vermehrung der Zellen das Wachstum des gelben Körpers unterstützt wird. Dass in dieser Beziehung Verschiedenheiten bei den verschiedenen Säugetieren vorkommen können, ist leicht erklärlich. Trotzdem aber scheint auch bei denjenigen Säugetieren, bei denen auch eine Vermehrung der Zellen stattfindet, die Hypertrophie die Hauptrolle zu spielen. van der Stricht macht keine zahlenmässigen Angaben in Bezug auf die Mitosen. Da seine Veröffentlichung nur zwei ganze Abbildungen (ausser Stücken von Corpora lutea oder einzelnen Zellen) enthält, einen platzenden Follikel und ein Corpus luteum im Stadium der Vorkerne, lässt sich aus denselben ebenfalls nichts ersehen, zumal die letztere keine einzige Epithelmitose zeigt.

Interessant ist ferner in der Darstellung van der Strichts von der Bildung des Corpus luteum der Fledermaus die Thatsache, dass nach Entleerung des Follikelinhaltes im jungen Corpus luteum wiederum Flüssigkeit ausgeschieden wird in ähnlicher Weise, wie man dies ganz regelmässig bei der Maus beobachtet und wie auch Stratz in gleicher

Weise namentlich bei *Tarsius* cystische Stadien des jungen *Corpus luteum* beschrieben hat¹⁾.

Beim Kaninchen (Referent und Honoré) findet zwar eine unvollständige Entleerung der ursprünglichen Follikelflüssigkeit statt aber keine Neuausscheidung. Sorex und *Tupaja* nehmen nach Stratz eine Mittelstellung ein.

Sehr merkwürdig ist die Existenz und die Schicksale des „bouchon épithelial obturateur“, der bei der Fledermaus eine konstante Erscheinung in der Bildung des *Corpus luteum* zu sein scheint. Etwas ähnliches beobachtete ich auf einem Entwicklungsstadium des Kaninchens, Honoré (10) dagegen nicht (s. auch oben pag. 951). So scheinen also zwei Eigentümlichkeiten, die sich bei der Bildung des *Corpus luteum* des Kaninchens nur gelegentlich finden, die Hyperplasie des Epithels, und der „bouchon obturateur“, bei der Fledermaus stets vorzukommen.

Das *Corpus luteum* der Fledermaus scheint das einzige seiner Entwicklung nach bisher bekannte zu sein, bei dem Blutungen sei es grössere oder auch kleinere weder während noch nach dem Follikelsprung vorkommen.

Auffällig ist das frühzeitige Auftreten von Fett im Epithel des *Corpus luteum* bei den Fledermäusen.

Die Entwicklung des *Corpus luteum* vollzieht sich nicht minder schnell als bei anderen Säugetieren. Die wesentliche Ausbildung ist schon während der Furchungszeit vollendet.

Wie gesagt deckt sich die Darstellung von der Bildung des *Corpus luteum* der Fledermäuse mit der des Referenten und der genannten Autoren bis auf die Angabe über das Vorkommen von Mitosen, im Epithel des jungen *Corpus luteum*; insbesondere giebt van der Stricht eine fast gleichlautende Beschreibung von der Entstehung des Bindegewebes des *Corpus luteum* aus den Zellen der inneren Thekaschicht und von seiner Verteilung zwischen die Epithelzellen sowie von der Bildung der Gefässsprossen und der Vaskularisation des gelben Körpers.

Nur in dem Umstand, dass ein Teil der grossen Thekazellen sich in ähnlicher Weise, wie es Honoré vom Kaninchen angiebt, unverändert erhält, erblickt van der Stricht eine „différence capitale“ zwischen unseren Anschauungen. Leider entbehrt seine sonst vortreffliche Darstellung hier entschieden einer scharfen und logischen Begriffs-

¹⁾ Nach Ansicht von Stratz gehen bei der Bildung der Flüssigkeit Follikelzellen zu Grunde. Das dürfte wohl ein Irrtum sein.

bestimmung. Und das Unheil stiftet wiederum das Wort „Luteinzellen“, vor dessen sinnloser Anwendung ich schon mehrfach (4, 5) gewarnt habe.

Honoré (10) giebt bekanntlich für das Kaninchen an, dass einzelne Gruppen von Thekazellen sich auch im vollständig ausgebildeten gelben Körper noch unverändert vorfinden, spricht aber deutlich aus, dass sie sich von den hypertrophierten Epithelzellen leicht unterscheiden lassen und ist weit davon entfernt, sie mit den letzteren zu identifizieren. van der Stricht behauptet nun, Honoré mache keine Mitteilungen über das Schicksal dieser Zellen; würden dieselben aber zu „Luteinzellen“ dann wäre ein kapitaler Unterschied zwischen der von mir vertretenen Darstellung und der von Honoré. weil dann auch Zellen der Theka dasselbe Schicksal hätten wie die Epithelzellen des Graafschcn Follikels.

Was nennt nun van der Stricht Luteinzellen (*cellules à lutéine*)? Die Epithelzellen des in der Bildung begriffenen Corpus luteum hypertrophieren und nehmen Fettkörnchen auf, wodurch sie „jeunes cellules à lutéine“ werden. Es scheint also die Thatsache, dass die Zellen Fettkörnchen enthalten, für van der Stricht massgebend zu sein, sie für Luteinzellen zu erklären. Ich habe schon früher (3—5) darauf aufmerksam gemacht, dass die grossen Zellen der inneren Thekaschicht bei fast allen Tieren Fett und Lutein enthalten, also deswegen mit dem Namen Luteinzellen belegt werden könnten. van der Stricht giebt nun an, dass die nach der Bindegewebsbildung übrig bleibenden grossen Thekazellen zu typischen Luteinzellen werden. Das sind sie aber nach van der Strichts Definition schon lange und brauchen sie nicht erst zu werden.

Die Deutung van der Strichts sollte vielmehr so heissen: Bei der Bildung des Corpus luteum der Fledermaus wird eine Anzahl von grossen Thekazellen nicht zur Bindegewebsbildung verbraucht, sondern bleibt in unverändertem Zustande erhalten. Später nehmen die hypertrophierenden Epithelzellen durch Fettinfiltration fast genau die Form, Grösse und Aussehen der genannten Zellen an, so dass sie voneinander nicht (oder nur schwer?) zu unterscheiden sind; denn das Fledermaus-ovarium gehört zu den ungünstigen Objekten, bei welchen die Zellen des ausgebildeten Corpus luteum von den grossen plasmareichen, fett- und luteinführenden Zellen der innern Thekaschicht des Graafschcn Follikels nicht zu unterscheiden sind. Eine solche Darstellung wäre klar und logisch, aber durch die Anwendung eines nicht definierten Begriffes wie Luteinzellen stiftet man nur Verwirrung. Es besteht also zwischen meiner Darstellung und der von van der Stricht ebenso wenig eine wirkliche Differenz wie zwischen mir und Honoré, was übrigens letzterer auch nicht im entferntesten annimmt.

Die dritte der hauptsächlich hier in Frage kommenden Arbeiten, diejenige von Marshall (13) betrifft die Entwicklung des Corpus luteum beim Schafe. Das Alter aller zur Untersuchung gelangenden Corpora lutea war bekannt, indem entweder die Kopulation beobachtet wurde oder die Zeit der Brunst bekannt war. Die Erfahrung zeigte, dass letztere stets mit der Ovulation zusammenfiel. Die jungen Corpora lutea des Schafes sind leicht schon makroskopisch daran zu erkennen, dass sie ein Blutgerinnsel mehrere Tage lang an ihrer Oberfläche besitzen.

Es wurden Corpora lutea von 7, 24, 30, 50, 60 Stunden und ältere untersucht. Leider liegt bisher nur eine relativ kurze Mitteilung (ohne Abbildungen) vor.

Das junge Corpus luteum von 7 Stunden Alter unterscheidet sich vom reifen Follikel nur durch die Abwesenheit des Eies und des Discus proligerus. Es ist kaum ein halb so gross wie dieser. Blutextravasate finden sich nicht nur an der Rissstelle, sondern im ganzen Umkreise der (ehemaligen) Follikelwand. Sie rühren von Gefässen der inneren Thekaschicht her. Die Epithelschicht erscheint ungefähr doppelt so dick wie im reifen Follikel. Sie umschliesst eine centrale Höhlung, deren Inhalt alle Charaktere des Liquor Folliculi besitzt. In der Theka findet man noch keine Mitosen.

24 Stunden nach der Kopulation finden sich bereits beträchtliche Veränderungen am jungen Corpus luteum des Schafes, vor allem ein erhebliches Wachstum des ganzen Gebildes, so dass sich seine Dimensionen schon denen des reifen Follikels nähern. Die Gestalt des jungen corpus luteum ist eine unregelmässige; die Wand ist mannigfach gefaltet, die centrale Höhlung verkleinert, kommuniziert aber durch einen schlitzartigen in eine kelchförmige Vertiefung der Eierstocksoberfläche mündenden Gang nach aussen. Die Epithelschicht ist fast doppelt so gross als im Stadium von 7 Stunden, was im wesentlichen durch eine starke Hypertrophie erreicht wird, wobei die Zellen 2–3mal so gross werden als die Epithelzellen des reifen Follikels. Daneben findet aber auch eine Hyperplasie statt, denn nicht selten werden mitotische Teilungen beobachtet.

Ferner wird die Epithelschicht vergrössert durch Einwachsen von Bindegewebe. Dieses entsteht durch eine Proliferation der Zellen der Theca interna, z. T. auch der Theca externa. Die jungen Bindegewebszüge dringen in radiärer Richtung ins Epithel vor und enthalten viele Mitosen.

30 Stunden nach der Kopulation ist die innere Thekalage schon beinahe verschwunden und zur Bildung von Binde-

gewebe aufgebraucht. Die Epithelzellen hypertrophieren noch weiter und werden von einem Netzwerk von Bindegewebszellen umgeben. Die Rissstelle des Follikels ist noch offen.

Im Alter von 50 Stunden sind die Epithelzellen vier bis fünfmal so gross wie im ungeplatzten Follikel. Mitosen sind in ihnen sehr selten. Dagegen begegnet man einer starken Bindegewebswucherung und neben den Bindegewebszellen auch Leukocyten zwischen den Epithelzellen. Die innere Thekalage als solche ist verschwunden. Das Corpus luteum als ganzes hat eine radiäre Anordnung.

60 Stunden nach der Kopulation finden sich Bindegewebszellen in allen Richtungen, sodass fast jede einzelne Epithelzelle von spindelförmigen Bindegewebszellen umgeben ist. Die centrale Höhle ist ringsum von Bindegewebe umschlossen. Die Epithelzellen sind noch stärker hypertrophiert. Mitosen finden sich in ihnen gar nicht mehr. Blutgefässe sind von der inneren Thekaschicht in die Peripherie des Epithels gedrungen. Das Corpus luteum des Schafes ist auf dieser Altersstufe grösser als der reife Follikel.

In den folgenden Entwicklungsstadien findet eine weitere Ausbildung des Bindegewebes und eine weitere Hypertrophie der Epithelzellen statt. Die Blutgefässe dringen bis ins Innere des Corpus luteum. Die ehemalige Rissstelle hört auf erkennbar zu sein. Wenn die Epithelzellen sechsmal so gross sind wie die Zellen des ungeplatzten sprungreifen Follikels, so beginnt eine fettige Degeneration und die Umwandlung zu „lutein cells.“

Auch die Angaben von Marshall bestätigen also vollkommen die vom Referenten zuerst klargelegten Thatsachen der Entwicklung des Corpus luteum der Säugetiere: Sie stellen eine um so wertvollere Bestätigung dar, als bekanntlich von His¹⁾ behauptet worden ist, die Entstehung des Corpus luteum aus der Theca interna sei bei grösseren Säugetieren nicht zu bezweifeln. Nun dürfte das Schaf wohl zu den grösseren Säugetieren gehören, man müsste sonst gerade zu Elefant und Walfisch seine Zuflucht nehmen. Und für das Schaf zeigt uns nun Marshall in ebenso klarer und deutlicher Weise, wie dies andere Autoren vorher für kleinere Säugetiere gethan haben, dass die Bildung des Corpus luteum genau ebenso verläuft wie bei diesen.

Marshall erwähnt zwei Differenzpunkte zwischen meinen Angaben bei Maus und Kaninchen und den seinen beim Schaf; erstlich

¹⁾ In der Diskussion zu einem Vortrag von Koelliker auf der Versammlung der anatomischen Gesellschaft zu Kiel 1898.

das Vorkommen von Mitosen in den hypertrophierenden Epithelzellen, zweitens die Beteiligung auch der Theca externa an der Bindegewebsbildung. Nachdem wir jetzt die Arbeiten von Honoré und van der Stricht kennen und wissen, dass neben der Hypertrophie eine Vermehrung der Epithelzellen auch bei der Fledermaus vorkommt und beim Kaninchen ebenfalls Zellen der äusseren Thekaschicht Bindegewebe im Corpus luteum bilden, kann uns die Auffindung der genannten That-sachen, von seiten Marshalls, für das Schaf nicht überraschen.

Besonders bemerkenswert erscheint mir die Angabe Marshalls, dass die Theca interna zur Bindegewebsbildung völlig aufgebraucht wird und gänzlich verschwindet; sie verhält sich also genau ebenso wie bei der Maus. Reste derselben erhalten sich nicht wie bei der Fledermaus (van der Stricht) und gelegentlich beim Kaninchen (Honoré).

Wiederum sind Blutextravasate beim Schaf die Regel und zwar auch nach Art wie sie Honoré beim Kaninchen beschreibt. Ob die alle Charaktere des Liquor folliculi zeigende Flüssigkeit, die Marshall beschreibt, zurückgebliebener Liquor ist oder eine Neuausscheidung, geht leider aus seiner Darstellung nicht hervor und, da die Veröffentlichung zunächst ohne Abbildungen geschehen ist, so ist auch indirekt darüber kein Aufschluss zu erhalten.

Ganz auffällig rasch vollzieht sich die Bildung des Corpus luteum beim Schafe. Schon nach 30 Stunden ist die Verteilung der Elemente in definitiver Weise zu erkennen, nach 60 Stunden ist es schon grösser als der sprungreife Follikel. Relativ spät namentlich im Vergleiche mit dem Corpus luteum der Fledermaus erfolgt die Fettinfiltration der Epithelzellen.

Aus einer bereits grossen Zahl von planmässig angestellten Untersuchungen über die Entstehung des Corpus luteum der Säugetiere erkennen wir also folgendes: Das Corpus luteum ist eine im wesentlichen epitheliale Bildung, deren charakteristische Elemente aus den Epithelien des Graaf'schen Follikels durch einfache Hypertrophie (Maus, Tarsius, Tupaja, Sorex, Kaninchen [?]) oder durch Hypertrophie verbunden mit einer mehr oder weniger starken Vermehrung der Elemente (Kaninchen [?], Fledermäuse, Schaf) hervorgehen. Die hypertrophierte Epithelschicht wird durch Bindegewebszüge in einzelne Gruppen von Zellen geteilt. Das Bindegewebe nimmt seinen Ursprung entweder von den Zellen der inneren Thekaschicht allein (Maus, Tarsius,

Tupaja, Sorex, Fledermäuse) oder zum Teil auch von den Elementen der äusseren Thekalage (Kaninchen, Schaf). Dabei wird entweder die ganze innere Thekalage bei der Bindegewebsbildung aufgebraucht (Maus, mitunter Kaninchen, Tarsius, Tupaja, Sorex, Schaf) oder es erhalten sich Reste derselben unverändert (Kaninchen mitunter, Fledermäuse stets), welche den Epithelzellen des Corpus luteum häufig sehr ähnlich werden können (Fledermaus). Mit dem Bindegewebe wachsen Gefässsprossen von den Gefässen der inneren Thekaschicht aus zwischen die Epithelzellen, welche das Corpus luteum vaskularisieren.

Bei allen untersuchten Säugetieren treten Fettkörnchen in den Epithelzellen des jungen Corpus luteum auf, jedoch zu sehr verschiedener Zeit (am frühesten bei den Fledermäusen).

Beim Follikelsprung oder auch nach demselben (nach Nachlassen des Druckes) können kleinere oder grössere Blutungen erfolgen, die bei derselben Species (z. B. Maus) vorkommen wie auch fehlen können. Völlig fehlen Blutungen jeder Art nach van der Stricht bei den Fledermäusen, konstant sind sie beim Kaninchen und Schaf.

Beim Platzen des Graafschen Follikels kann die Follikelflüssigkeit völlig entleert werden, alsdann kommt es zu einer nachträglichen Flüssigkeitsausscheidung (Maus, Tarsius, Fledermäuse, vielleicht Schaf [?] und das junge Corpus luteum nimmt bald eine abgerundete cystische Form an, oder es bleibt ein Rest der ehemaligen Follikelflüssigkeit zurück, die Rissfläche des Follikels erhält sich relativ lange und das junge Corpus hat anfangs Becher- oder Kelchform (Kaninchen, vielleicht Schaf). Zwischen beiden Formen kommen Übergänge vor (Tupaja).

Den drei Veröffentlichungen, über welche oben berichtet ist, kann ich noch die bisher nur mündlich gemachten Mitteilungen von Kopsch-Menzer (11) anreihen. Aus den Resultaten der Untersuchungen dieser Forscher ergibt sich nämlich anscheinend schon, als Kopsch über dieselben demonstrierte, eine völlige Übereinstimmung in der Entwicklung des Corpus luteum des Schweines mit den Resultaten des Referenten und der oben genannten Forscher¹⁾.

¹⁾ Die wohl in Aussicht stehende ausführliche Publikation ist noch nicht erschienen.

Ich komme nun zur Besprechung der übrigen Mitteilungen, die seit dem Jahre 1899 über das Corpus luteum und seine Entstehung gemacht worden sind. Ich stelle sie in zweite Linie, weil dieselben uns keinen Schritt in der Erkenntnis der Frage der Herkunft der Elemente des Corpus luteum vorwärts gebracht haben.

Hierher gehört erstlich eine Arbeit von Kreis (12) über die Entwicklung und Rückbildung des „Corpus luteum spurium“. Es handelt sich um corpora lutea menstruationis, nicht um atretische Follikel. Nach einer einhaltenden Litteraturbesprechung, die wenig kritisch ist, beschreibt Kreis sein Untersuchungsmaterial. Das Alter des Corpus luteum wurde nach der Zeit der letzten Menstruation bestimmt. Da Kreis jedoch selbst angiebt, dass Ovulation und Menstruation nicht immer zusammenfallen (in Wirklichkeit dürfte nicht entfernt jeder Menstruation eine Ovulation zu Grunde liegen; dazu ist der menschliche Eierstock wohl zu arm an Graafschen Follikeln), so diente ihm „das makroskopische und mikroskopische Bild, die Faltung und Dicke der Rinde, sowie die Beschaffenheit des centralen Blutergusses wesentlich als Ausgangspunkt für die Altersbestimmung“.

Leider sind aber auch das keine ganz sicheren Merkmale für das Alter des Corpus luteum, wenigstens nicht im Stadium der Bildung des gelben Körpers; so ist die Dicke der Wand z. B. bei tierischen Corpora lutea nicht massgebend, da die Dehnung der Wand (z. B. durch Bluterguss, Flüssigkeitsausscheidung etc.) eine wesentliche Rolle spielt, so dass oft ältere Stadien eine dünnere Wandstärke als junge haben.

Kreis berechnet seine Stadien (für Bildung und Rückbildung) folgendermassen: 1) 1—2 Tage alt, 2) 8—10 Tage alt, 3) 12—14 Tage alt, 4) 16—18 Tage alt, 5) 18—20 Tage alt, 6) 20—22 Tage alt, 7) 24 bis 25 Tage alt, 8) 28 Tage alt und 9. 5—6 Wochen alt (Corpus albicans). Da das jüngste Corpus luteum graviditatis, das nachweislich beim Menschen untersucht wurde (von H. Rabl, siehe den vorigen Bericht in Band VIII), 10 Tage alt war und doch bereits weit über einen Zustand vorgeschritten, in dem man etwas hätte über die Histiogenese des Corpus luteum erkennen können, so könnte — die Altersberechnung von Kreis als richtig vorausgesetzt (was aber sehr zweifelhaft ist) — das erste und höchstens das zweite Stadium in Betracht kommen, man müsste sonst gerade annehmen, dass beim Corpus luteum menstruationis die Entwicklung sehr viel langsamer vor sich gehe. Da aber auch Kreis angiebt, dass von der zweiten Woche an schon eine Rückbildung erfolgt, so haben wir uns hier nur mit Stadium 1 und 2 von Kreis zu befassen.

Wir können aber wegen der Unsicherheit des Beobachtungsmaterials den Schlüssen, zu denen Kreis kommt, keine entscheidende Bedeutung beilegen. Möglich ist es wohl, dass unter dem Material von Kreis sich brauchbare Stadien fanden, aber der Beweis fehlt. Vor allem besteht eine gewaltige Lücke zwischen Kreis Stadium 1 und 2. Stadium 1 von Kreis ist (vielleicht) ein frisch geplatzter Follikel, der noch keine Anstalten zur Umbildung ins Corpus luteum macht. Das zweite Stadium zeigt eine erhebliche Verdickung der Granulosa, die 3—4 mm dick geworden und in vielfach gefalteten Wülsten liegt. Ihre Zellen führt Kreis auf eine Vermehrung durch Mitose zurück und auch im Stadium 2 sollen die Epithelzellen noch reichlich Kernteilungsfiguren enthalten. Zwischen das 20—30 Zelllagen starke Epithel ragen blutgefäßführende Bindegewebszüge. Da im frisch geplatzten Follikel (Stadium 1 von Kreis) das Epithel höchstens 3—5 Zelllagen hoch war, so müsste in der That eine enorme Vermehrung der Zellen eingetreten sein (ob daneben auch eine Hypertrophie stattfindet, wird nicht angegeben).

Wenn ich es nun auch für sehr wohl möglich halte, dass das Stadium 2 von Kreis ein fast ausgebildetes Corpus luteum menstruationis war und die in Vermehrung begriffenen Zellen Epithelzellen, so kann mit Recht jeder Gegner unserer Anschauung das bestreiten. Wegen Mangels an Zwischenstadien ist ein solcher Zweifel durchaus berechtigt.

In seiner Publikation über das Corpus luteum der Fledermäuse beschreibt van der Stricht (17) anhangsweise Corpora lutea der Frau (es handelt sich um C. l. menstruationis), deren Alter nicht bestimmt angegeben werden konnte. van der Stricht fand in denselben Mitosen der Bindegewebs- und Endothelzellen neben solchen der „charakteristischen Luteinzellen“ im Innern und der peripherischen kleinzelligeren epitheloiden Lage von H. Rabl (siehe den Bericht in Band VIII). Die centralen Zellen hält van der Stricht für das hypertrophierte Follikelepithel, das genau wie bei der Fledermaus so auch beim Menschen zu „Luteinzellen“ wird. Wie van der Stricht gegen Bühler (s. u.) ausdrücklich betont, ist von Zugrundegehen des Follikelepithels keine Rede, zumal dasselbe auch in den beobachteten (entschieden schon weiter entwickelten) Stadien Zeichen der Vermehrung zeigte. Die peripherische aus helleren und kleineren Zellen bestehende Schicht hält van der Stricht mit H. Rabl teilweise ebenfalls für epithelialer Herkunft teilweise aber auch für bindegewebiger (Theka), weil in der Bindegewebschicht des Corpus

luteum ganz ähnliche Zellgruppen sich finden. Es soll also beim menschlichen Corpus luteum eine stärkere Beteiligung von Thekazellen an der Bildung des Corpus luteum vorhanden sein als bei der Fledermaus.

Dass die Corpora lutea menstruationis (spuria der meisten Autoren) d. h. die Veränderungen, die der Graafsche Follikel durchmacht, wenn das ausgestossene Ei nicht befruchtet wird, von den Corpora lutea vera der Autoren nicht verschieden sind, habe ich in meiner Arbeit über das Corpus luteum der Maus gezeigt¹⁾. Dafür spricht auch ein von Waldeyer (18) auf der Tübinger Anatomenversammlung demonstrierter Fall, wo zwei grosse Corpora lutea im Ovarium einer 45jährigen Frau gefunden wurden, bei der seit 20 Jahren keine Schwangerschaft mehr bestanden hatte.

Es dürfte wohl als prinzipiell möglich hingestellt werden können, die Bildung des Corpus luteum des Menschen an solchem Material zu studieren; aber die Altersbestimmung ist ja geradezu unmöglich und eine fortlaufende Reihe solcher Entwicklungsstufen zu erhalten ist auch abgesehen von der Unsicherheit der Altersbestimmung kaum denkbar. Man wird daher auch gelegentlichen Beobachtungen der Art, wie es die von van der Stricht mitgeteilt sind, keine allzu grosse Bedeutung beimessen dürfen, obwohl es nicht zweifelhaft zu sein scheint, dass es sich um ältere Entwicklungsstadien (wie sie etwa zur Zeit der späteren Furchung bei Säugetieren sich finden) des Corpus luteum humanum handelt, welche van der Stricht beschreibt. Ein Beweis, dass Thekazellen auch zu „Luteinzellen“ d. h. zu denselben Elementen wie die Epithelzellen werden können, ist durch van der Strichts Beobachtungen noch lange nicht erbracht. Die Ähnlichkeit der Zellen allein thut es nicht, selbst wenn man die Möglichkeit theoretisch überhaupt zugeben wollte. Dass die Befunde van der Strichts bei der Fledermaus in dieser Hinsicht anders zu deuten sind als es seitens des Autors geschieht, wurde ja schon oben auseinandergesetzt. Sind die Befunde von van der Stricht beim Menschen auch recht interessant, so sind sie doch zunächst noch nicht in irgend einer Hinsicht genügend beweisend.

Hierzu gehört ferner eine Mitteilung von Bühler (8), welche sich „Entwicklungsstadien menschlicher Corpora lutea“ betitelt. Bühler erklärt darin, sich seit sieben Jahren anhaltend mit dem Studium von Ovarien beschäftigt und dabei auch die Frage nach der Entwicklung des Corpus

¹⁾ Darin stimme ich also mit Paladino (1) überein. Aber den strikten Nachweis hat nicht Paladino zuerst gebracht, sondern erst ich (3).

luteum beobachtet zu haben. Bühler versucht ferner, nachzuweisen, dass meine Angaben über die Entwicklung des Corpus luteum beim Kaninchen und bei der Maus falsch seien und dass kleine Säugetiere überhaupt ungünstige Objekte für die Entscheidung dieser Frage seien, weil bei ihnen die Entwicklung des Corpus luteum zu rapid vor sich geht. Bei grösseren Säugetieren sei das günstiger, weil die Bildung des gelben Körpers hier langsamer sich vollziehe. Leider teilt Bühler nicht mit, woher er die letzte Wissenschaft hat. Nach den oben mitgeteilten Untersuchungen von Marshall (13) verläuft beim Schaf, das Bühler wohl als grösseres Säugetier anerkennen dürfte, die Bildung des Corpus luteum gerade sehr rasch.

Bühler erwähnt ferner, die Resultate meiner Untersuchungen hätten seitens „namhafter Kenner des Eierstocks“ lebhaften Widerspruch erfahren und die Erklärung, welche ich für die abweichenden Resultate der Beobachter der Eierstöcke grosser Säugetiere gegeben hätte: dieselben hätten keine Entwicklungsstadien der Corpora lutea in Händen gehabt, sei sehr bequem. Ich könne jedoch nicht behaupten, dafür Beweise erbracht zu haben. — Das brauche ich auch nicht. Die betreffenden Untersucher haben mir den Beweis zu erbringen, dass sie Entwicklungsstadien beobachtet haben und ich nicht ihnen, dass sie keine gesehen haben. Der Beweis von der anderen Seite ist aber nicht geliefert und nicht lieferbar.

Ferner giebt dann Bühler an, er habe auch die Entwicklung des Corpus luteum nach der von mir gewünschten Methode beim Kaninchen untersucht. Aus den Angaben Bühlers über diesen Punkt hebe ich einiges hier hervor: „die ohnehin sehr zarte Unterscheidung zwischen Epithel und Bindegewebe wird bei diesen Tieren sehr bald unmöglich“. Es muss also wohl mit dem Konservierungszustand von Bühlers Material recht traurig ausgesehen haben, wenn er von vornherein Epithel und Bindegewebe nicht hat unterscheiden können. Breite Thekazapfen sollen dann ins Epithel vordringen und an der Spitze Granulationsgewebe zeigen, das vom Epithel kaum zu unterscheiden wäre. Nun kommen einige ganz unklare Bemerkungen, die kaum mehr als Andeutungen sind, die sich z. T. sogar (in Bezug auf die Grenzlinien zwischen Epithel und Theka) widersprechen. Aus dem folgenden Satz, dass die Verhältnisse bei der Maus noch unklarer liegen, geht hervor, dass Bühler die Verhältnisse beim Kaninchen auch nicht ganz klar sind. In der That scheint das so zu sein, sonst würden wohl die Angaben des Autors auch etwas klarer ausgefallen sein. Vielleicht belehrt uns eine ausführliche Arbeit über diese Verhältnisse und zeigt

uns, wie Referent und Honoré sich beim Kaninchen, Referent bei der Maus, Stratz bei Tarsius und Tupaja, Bonnet beim Hund, van der Stricht bei der Fledermaus, Marshall beim Schaf geirrt haben.

Bühler behauptet ferner, er wisse aus meinen eigenen Präparaten, dass die Verhältnisse bei der Maus noch unklarer liegen als beim Kaninchen. Nun hat Bühler nur Gelegenheit gehabt, einige auf der Tübinger Anatomenversammlung ausgestellte Durchschnitte durch Entwicklungsstadien des Corpus luteum der Maus während der Demonstration zu sehen. Jedenfalls gehört eine Portion Selbstvertrauen dazu, auf diese Beobachtung hin solche Schlüsse zu ziehen, zumal wenn man bedenkt, dass eine grosse Reihe bekannter und erfahrener Fachgenossen eine grössere Anzahl von meinen Präparaten längere Zeit hindurch entliehen haben, um sich selbst ein Urteil zu bilden. Dasselbe ist aber ganz anders ausgefallen als dasjenige von Bühler gelegentlich einer ganz flüchtigen Betrachtung.

Ferner habe ich ja schon früher Gelegenheit gehabt auseinanderzusetzen, dass gerade die Maus ein sehr günstiges Untersuchungsobjekt ist, dass ich die Gründe hierfür nicht zu wiederholen brauche. Bühler schreibt dann: „Es ergibt sich daraus mindestens soviel, dass wir bei diesem Material nicht im stande sind, zu sagen, ob ein Untergang von Epithel, der auch bei diesen Tieren (Maus, Kaninchen) thatsächlich stattfindet, das ganze Epithel ergreift oder nicht, weil eben die Grenze zwischen Epithel und Bindegewebe nicht mehr festzustellen ist. Der Übelstand bleibt derselbe, ob wir nun 10 oder 1000 Mäuse schlachten; das Material ist für die Entscheidung dieser Frage nicht beweisend.“

Eine Behauptung aufzustellen wie die, dass das Follikelepithel beim Kaninchen und der Maus thatsächlich zu Grunde gehe, ist leicht. Behaupten kann man eben alles. Kühn ist es, das auf den von mir in Tübingen ausgestellten Präparaten gesehen haben zu wollen.

Gleichgültig sei es, ob man 10 oder 1000 Mäuse schlachtet. Dieser Satz von Bühler bezieht sich wohl auf die Grösse meines Untersuchungsmaterials bei der Maus, wobei allerdings zu berücksichtigen ist, dass ich nicht sinnlos geschlachtet, sondern die Tiere nach einer eben ganz bestimmten Methode in den verschiedensten Altersstufen des Corpus luteum untersucht habe. Mit einer solchen kaum ernst zu nehmenden Behauptung widerspricht sich Bühler aber selbst, denn er giebt an, dass bei kleineren Säugetieren der Prozess der Bildung des Corpus luteum zu schnell vor sich gehe. Je mehr Entwicklungsstadien und in je kürzeren Pausen man solche hat, desto klarer wird man also sehen. Das sollte — meinte ich — selbst Bühler einleuchten.

Bühler glaubt nun die Rettung bei grösseren Säugetieren zu finden und hält es für „selbstverständlich, dass hierbei die starre Forderung, zu jedem Corpus luteum das zugehörige Ei vorzuweisen, nicht hindernd in den Weg treten darf“, — „unerlässlich ist er nicht“ (der Nachweis des Eies) „weil das Corpus luteum in allen seinen Entwicklungsstadien ein durchaus wohl charakterisiertes Gebilde ist“. Was soll sich der Leser unter der letzten Redensart denken?

Nun folgen in Büblers Mitteilungen Angaben über angeblich in Entwicklung begriffene Corpora lutea; der jüngste zugehörige Embryo, der erwähnt wird, war 9 mm lang. An solchem alten Material soll dann die Entwicklung des menschlichen Corpus luteum zu erkennen sein u. a. dass das Epithel gänzlich zerfällt und die „Luteinzellen“ von der Theka aus gebildet werden. Wer eine der oben citierten Darstellungen von der Entwicklung bei der Maus, dem Kaninchen, Tarsius, Tupaja, Fledermaus oder Schaf liest und sie mit dem, was Bühler pag. 152—154 beschreibt, vergleicht, der erkennt wohl am besten den Unterschied einer wirklich systematischen Beobachtung an einem gut gesichteten Material und einer Summe planloser und unklarer Angaben und Behauptungen ohne genügende Grundlage. Was ist ein „Frühstadium“ des Corpus luteum nach Bühler, was „echtes“ oder „wohl charakterisiertes Luteingewebe?“ Das eine Frühstadium von Bühler, für das ein Ei nicht nachgewiesen wurde, wird fast genau so beschrieben, wie ein in Umwandlung begriffener atretischer Follikel aussieht (corpus luteum atreticum von Koelliker). Es ist jedoch hier nicht unsere Aufgabe nachzuforschen, was für zweifelhafte Bildungen von Bühler beschrieben worden sind. Es genügt wohl das oben angeführte, um zu zeigen, wie dieser Autor Thatsachen beurteilt. Im übrigen stellt er ja noch eine ausführliche Publikation in Aussicht. Soweit über die Angaben von Bühler.

Ferner muss hier einer in Form einer Reklamation gehaltenen Mitteilung von Paladino (14) gedacht werden, welches zwar nicht im entferntesten etwas Neues über das Corpus luteum bringt, in der Paladino aber von neuem Stellung zur Frage der Entstehung des gelben Körpers nimmt.

Zunächst zeugt es von wenig kritischer Beobachtungsweise, wenn Paladino die neueren (bis zum Datum seiner Publikation erschienenen) Arbeiten dahin zusammenfasst, dass er die Arbeiten vom Referenten, von Stratz und von Honoré in Parallele mit denen von Clark und Doering stellt¹⁾. Es müsste doch Paladino der gewaltige Unter

¹⁾ Paladino erwähnt auch Koelliker, der jedoch nur atretische Follikel

schied in der Art und Weise, wie die Untersuchungen der einen und der anderen Gruppe dieser Autoren ausgeführt worden sind, aufgefallen sein — und wenn nicht, so hätte mein voriges Referat und eine frühere Mitteilung (5), auf Grund deren die Notiz von Paladino entstanden ist, jedenfalls den Unterschied klar legen müssen. Ich protestiere jedenfalls dagegen, dass man meine Untersuchungen mit denen von Clark und Doering (siehe das Referat im Band VIII) überhaupt vergleicht.

Am Anfang seiner Mitteilung bekennt sich nun Paladino zur Ansicht von Clark und Doering, was ja nach Massgabe der Resultate seiner früheren Untersuchungen nicht zu verwundern ist, denn die Mitteilung von Paladino bringt nicht etwa Resultate neuerer Untersuchungen.

Paladino behauptet ferner, dass er mit Staunen und Verwunderung gelesen habe (in meinem früheren Referat), dass er (Paladino) Entwicklungsstadien des Corpus luteum der Säugetiere gar nicht beobachtet habe. Paladino glaubt sich daher zu der Behauptung berechtigt, ich hätte seine Publikationen gar nicht gelesen¹⁾. Nun hatte ich in meinem letzten Referate aus anfangs angegebenen Gründen mich mit der Arbeit von Paladino gar nicht mehr zu befassen, obwohl ich ihrer in einer Anmerkung nochmals gedacht habe.

Meine Behauptung aber, Paladino habe die Entwicklungsstadien des Corpus luteum nicht gesehen, muss ich trotz seiner Reklamation aufrecht erhalten oder kann sie in seiner Fassung höchstens dahin modifizieren, dass Paladino keinen Nachweis bringt, Entwicklungsstadien des Corpus luteum gesehen zu haben. Hat er solche gesehen — und das bezweifle ich sehr —, so sind die irrigen Resultate, zu denen er kommt, nur noch weniger entschuldbar.

Aber woraus bestand Paladinos Material, auf das er seine Publikation (es ist wie gesagt die einzige mir zugängliche aber die letzte der von Paladino citierten, also wohl die massgebende) gründet? Aus lauter willkürlich zusammengestellten Stadien meist ohne Angabe des Alters oder nur so alten, dass von der Entwicklung gar keine Rede mehr sein kann.

untersucht hat und selbst nicht angiebt, Entwicklungsstadien des Corpus luteum gesehen zu haben.

¹⁾ Ich habe schon an anderem Orte (3) angegeben, was ich nochmals wiederhole, dass mir nur die eine Arbeit von Paladino (1) zugänglich ist. Es hätte Paladino also schon ersehen können, warum ich nur die eine Arbeit von ihm citiere, da bei dem Citat die Bemerkung eigens beigelegt ist. Auch jetzt ist es mir nicht möglich gewesen, die anderen Publikationen zu erhalten.

Von einer Altersbestimmung durch Nachweis und Alter der befruchteten und in Entwicklung begriffenen Eier, wie sie ausser mir Stratz, Honoré, van der Stricht und zum grossen Teil wenigstens Marschall gegeben haben, ist bei Paladino gar keine Rede.

Das Material von Paladino steht eben in seinem Untersuchungswert nicht höher als das von Clark¹⁾. Obwohl Paladino am Anfang des die Bildung des Corpus luteum behandelnden Kapitels seiner Arbeit behauptet, die vielen Irrtümer, welchen die Voruntersucher des Gegenstandes zum Opfer gefallen waren, vermieden zu haben und obwohl Paladino dem Gegenstand 40 volle Seiten widmet, enthält seine Publikation nichts, was imstande wäre, die Frage nach der Herkunft der Elemente des Corpus luteum auch nur im geringsten zu fördern. — Und wie die Untersuchungen derjenigen Autoren, welche die Entwicklung des Corpus luteum wirklich untersucht haben, zeigen, sind Paladinos Annahmen — um mehr handelt es sich ja nicht — durchaus irrig.

Das einzige, was ich aus Paladinos Arbeit hätte lernen können, ist die Thatsache, dass Malpighi das Corpus luteum getauft hat, was mir bei Paladino entgangen ist²⁾.

Was die im weiteren von Paladino erörterte Frage der Mitosen im Corpus luteum betrifft, so lagen zur Zeit meines ersten Befundes die Verhältnisse in der That so, dass das Vorkommen solcher für die Epi-

¹⁾ Zum Beweise führe ich u. a. folgendes an: Paladino beschreibt ein „corpo luteo in formazione di donna gravida tra il 30 e 40 giorno“. Nach 30—40 Tagen soll das Corpus luteum beim Menschen noch in Entwicklung begriffen sein, während wir bei allen Tieren, bei denen die Entwicklung des Corpus luteum wirklich untersucht wurde, die Bildung des gelben Körpers sehr rapid (in wenigen Tagen) verlaufen sehen. Wenn Paladino ein anderes Präparat als Corpus luteum des Schweines in der Entwicklung in den ersten Tagen nach dem Follikelsprung bezeichnet, so entbehrt die in dieser Bezeichnung begriffene Behauptung jeglicher Begründung, denn Paladino giebt nicht an, woraus er dieses Alter erschliesst. Übrigens geht aus den bisher nur mündlich gemachten Mitteilungen von Kopsch-Menzer (14) hervor, dass die Entwicklung des Corpus luteum beim Schwein, wie zu erwarten war, ebenso rapid verläuft, wie bei anderen Säugetieren, sodass am dritten Tage nach der Begattung das Corpus luteum schon in voller Ausbildung sich befindet. Selbst wenn das Präparat von Paladino so alt war, wie dieser angiebt, ist damit noch nicht gesagt, dass noch ein Entwicklungsstadium des Corpus luteum vorlag. Und dabei scheint Paladino dies für das jüngste der beobachteten Stadien zu halten. Das sind nur einige Proben von Paladinos Material.

²⁾ Es scheint, als wolle mir Paladino unterschieben, ich halte Haller für den Geber des Namens. Ich bekannte aber durchaus freimütig (s. Referat in Bd. VIII, pag. 927), dass ich den Autor nicht wisse, ebenso wie ich jetzt zugebe, dass ich ihn bei Paladino hätte erfahren können.

thelzellen des Corpus luteum (die Paladino fälschlich für Abkömmlinge der Theka hält) nicht nachgewiesen war, abgesehen von einer gelegentlichen Beobachtung von mir selbst, sodass Paladinos Angaben in Figur 73 seiner Arbeit wegen gänzlichen Mangels von Altersangaben und weil gar nicht feststeht, ob es sich um ein wirkliches Corpus luteum handelt, nicht in Frage kommen konnten. Jetzt liegen die Verhältnisse etwas anders (s. o. pag. 960). Die Mitosen der Theka und ihrer Abkömmlinge, der Bindegewebszellen des gelben Körpers, glaube ich zuerst gesehen und in ihrer Bedeutung erkannt zu haben (s. o. pag. 960). Vielleicht hat Paladino auf ganz späten Entwicklungsstadien des Corpus luteum Endothelmitosen gesehen.

Ferner muss ich Paladino darin widersprechen, dass zur Zeit, wo er seine Untersuchungen begann, die vorherrschende Meinung die gewesen sei, dass das Corpus luteum aus dem Epithel des Follikels (Granulosa) und Bindegewebe und Gefässen der Theka entstünde. Im Gegenteil — die von C. E. von Baer zuerst geäußerte Ansicht, dass das Corpus luteum nur aus der inneren Thekaschicht entstünde, war die herrschende, also die Anschauung, der auch Paladino huldigt¹⁾.

Wie die massgebenden neueren Untersuchungen lehren, ist auch die Einteilung Paladinos in eine Periode der Vorbereitung (preparazione) und der Entwicklung (svolgimento) des Corpus luteum ganz verkehrt.

Ferner konfundiert Paladino den Prozess der Bildung des Corpus luteum mit dem Vorgang der Follikelatresie (Corpus luteum spurium nach Paladino), die aber grundverschieden verlaufen; denn bei der Follikelatresie geht das Epithel thatsächlich zu Grunde, was Paladino fälschlicherweise auch für das Corpus luteum (verum) behauptet, ohne dass er es aber für nötig hält, auch nur den Schatten eines Beweises für diese Ansicht zu bringen. Es wird bei Paladino nicht einmal der Versuch gemacht, zu zeigen, wie denn das Epithel zu Grunde geht. Paladinos Reklamation, welche im übrigen eine Wiederholung seiner früher bereits geäußerten Ansichten enthält, hat mich genötigt, etwas ausführlicher auf die Ansichten dieses Autors einzugehen. Ich kann Paladino nur sehr angelegentlich das Studium der Arbeiten des Referenten, von Stratz, Honoré, van der Stricht und Marshall behufs Nachuntersuchung empfehlen.

¹⁾ Wenn mir Paladino Unkenntnis der Litteratur vorwirft, so scheint er die in meiner Arbeit über das Corpus luteum der Maus (3) citierte nicht gesehen zu haben.

Des weiteren sei hier kurz einer Arbeit von Bouin (7) gedacht, welche die Bildung der falschen gelben Körper bei der Ratte behandelt. Unter Corpora lutea spuria versteht Bouin mit Paladino u. a. atretische Follikel. Die Veröffentlichung von Bouin gehört also eigentlich gar nicht in dieses Referat, aber der Autor scheint zu glauben, den Umstand, dass in dem atretischen Follikel der Ratte das Epithel zu Grunde geht, gegen meine Anschauungen über die Bildung des Corpus luteum menstruationis et graviditatis verwerten zu dürfen (pag. 300 unter 6 „contra Sobotta“, etc.). Dass dies nicht angängig ist, versteht sich doch wohl von selbst.

Eine klinisch-pathologisch anatomische Arbeit, betitelt Stöckel (5)¹⁾ „Über die cystische Degeneration der Ovarien bei Blasenmole, zugleich ein Beitrag zur Histogenese der Luteinzellen“, Wer jedoch in dieser Veröffentlichung etwas über die Bildung des Corpus luteum zu lesen erwartet, der irrt sich. Zunächst ist der Begriff „Luteinzellen“, den Stöckel gebraucht, ein ganz vager (s. o. pag. 957). Stöckel verwechselt anscheinend die verschiedenartigsten Zellformen, hat er aber an seinen (pathologischen) Präparaten wahrscheinlich atretische Follikel vor sich (Corpus luteum-Cysten genannt). Auf keinen Fall wurden Entwicklungsstadien des Corpus luteum gesehen, denn es fehlt jeder direkte oder indirekte Nachweis für solche. Und dazu schreibt Stöckel: „Ich muss es mir versagen, auf die zahlreichen Arbeiten, welche die Follikel- und Corpus luteum-Bildung ausführlich behandeln, hier einzugehen. Die Bilder, welche ich gesehen und zu schildern versucht habe, erscheinen mir so unzweideutig, dass ich von der Entstehung der Luteinzellen aus der Theca interna fest überzeugt bin.“

Sich über die Litteratur hinwegzusetzen ist allerdings bequem. Es wäre vielleicht trotz der festen Überzeugung nützlich gewesen, dieselbe etwas zu Rate zu ziehen. Die feste Überzeugung von Stöckel gründet sich dabei nur auf die Ähnlichkeit beider Elemente. Möglicherweise hat übrigens Stöckel in der That für die von ihm beobachteten Präparate Recht, da es sich vielleicht um Follikelatresie handelte. Stöckel ersieht wohl aus diesem Berichte, wie die massgebenden neueren Arbeiten über die Entwicklung des Corpus luteum angestellt werden. So lange nicht ein gutes Material vorliegt, dessen Alter bekannt und dessen Natur zweifellos ist, ist man nicht berechtigt Schlüsse zu ziehen, wie dies Stöckel thut.

1) Die Arbeit ging mir durch die Freundlichkeit des Verfassers zu.

Das gleiche gilt von den Angaben Wendelers (19), der auf Grund eigener Untersuchungen der Ansicht C. E. von Baers über die Abstammung des Corpus luteum aus der Theca folliculi beitrifft. In der Darstellung fehlen Altersangaben völlig. Aus der Beschreibung geht höchstens hervor, dass ausgebildete Corpora lutea untersucht werden.

Demgegenüber muss doch anerkannt werden, wenn Cornil (9) die Schwierigkeit der Beschaffung menschlichen Materials anerkennt und sich jedes Urteils über die Histiogenese der Elemente des Corpus luteum enthält.

IV.

Das Gehirn und die Cranialnerven der Anamnier.

Von

J. B. Johnston,

West Virginia University, U. S. A.

(Deutsche Übersetzung von **Dr. Karl W. Genthe.**)

Mit 8 Figuren.

Litteratur.

1. Ahlborn, F. Untersuchungen über das Gehirn der Petromyzonten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 39, 191—294. 1883.
2. — — Ueber den Ursprung und Austritt der Hirnnerven von Petromyzon. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 40, 286—308. 1884.
3. Aichel, Otto. Das Mittelhirn jugendlicher Salmoniden und seine Verbindungen mit Berücksichtigungen vergl. anatomischer Verhältnisse. Jahrb. d. Hamburgischen Staatskrankenanstalten, Bd. 6, p. 190—211. 1900.
4. Alcock, Miss R. The Peripheral Distribution of the Cranial Nerves of Ammonoetes. Journal of Anatomy and Physiol., Vol. 33 (N. S. 13), p. 131—153. 1898.
5. Allis, E. P., jr. The Anatomy and Development of the the Lateral Line System in Amia calva. Jour. Morph., Vol. 2, p. 463—542. 1889.
6. — — The Cranial Muscles and Cranial and First Spinal Nerves of Amia calva. Jour. Morph., Vol. 12, p. 487—808. 1897. Review by Clapp in Jour. Comp. Neur., Vol. 8, p. 175—177. 1898.
7. — — Les muscles crâniens, les nerfs crâniens et les premières spinales chez l'Amia calva. Archives de Zool. exper. et gen., ser. 3, T. 6, p. 63—90. 1898.
8. — — The Homologies of the Occipital and First Spinal Nerves of Amia and Teleosts. Zool. Bull., Vol. 2. 1898.
9. — — A Reply to Certain of Cole's Criticisms of my Work on Amia calva. Anat. Anz., Bd. 15, p. 364—379. 1899.
10. — — The Lateral Sensory Canals of Polypterus bichir. Anat. Anz. Bd. 17, p. 433—451. 1900.
11. — — The Lateral Sensory Canals, the Eye-Muscles, and the Peripheral Distribution of certain of the Cranial Nerves of Mustelus laevis. Quart. Jour. Mic. Sci., Vol. 45, N. S., p. 87—236. 1901.
12. Arnold, C. A. The Anterior Cranial Nerves of Pipa americana. Bull. Essex Inst., Vol. 25, p. 1—9, 1893. Tufts Coll. Studies, No. 1, March. 1894.

Anatomische Hefte. II. Abteilung. „Ergebnisse“ 1901.

62*

13. Ayers, H. Concerning Vertebrate Cephalogenesis. Jour. Morph., Vol. 4, p. 221—245. 1890.
14. — — Vertebrate Cephalogenesis II. A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Ear, with a Reconsideration of its Functions. Jour. Morph., Vol. 6, p. 1—360. 1892.
15. Balfour, F. A Treatise on Comparative Embryology. London, 1881.
16. Beard, J. On the Segmental Sense Organs of the Lateral Line and the Morphology of the Vertebrate Auditory Organ. Zool. Anz., Jahrg. 7, 1884.
17. — — The System of Branchial Sense Organs and their associated Ganglia in the Ichthyopsida. A Contribution to the Ancestral History of Vertebrates. Q. J. M. S., Vol. 26, N. S., p. 95—156. 1886.
18. — — The Interrelationships of the Ichthyopsida. A Contribution to the Morphology of Vertebrates. Anat. Anz., Bd. 5, p. 146—159. 1890.
19. — — The Transient Ganglion Cells and their Nerves in *Raja batis*. Anat. Anz., Bd. 7, p. 191—206. 1892.
20. — — The Disappearance of the Transient Nervous Apparatus in the Series *Scyllium*, *Acanthias*, *Mustelus* and *Torpedo*. Anat. Anz., Bd. 12, p. 371—374. 1896.
21. — — The History of the Transient Nervous Apparatus in certain Ichthyopsida. An Account of the Development and Degeneration of Ganglion Cells and Nerve Fibres. Part I. *Raja batis*. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. u. Ontog., Bd. 9, p. 319—415, 416—426. 1896.
22. Bellonci. Commissure cerebrali dei Anfibi e dei Rettili, Bologna, 1887.
23. Berdez. La cellule nerveuse et quelques recherches sur les cellules des hemispheres de la grenouille. Thèse d'habitation, Lausanne, 1893.
24. Bethé. Die Nervenendigungen im Gaumen und in der Zunge des Frosches. Arch. f. mik. Anat., Bd. 44, p. 185—206. 1895.
25. — — Die Locomotion des Haifisches (*Scyllium*) und ihre Beziehungen zu den einzelnen Gehirntheilen und zum Labyrinth. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 76, p. 470—493, 1899.
26. Bickford, Elizabeth E. The Hypophysis of *Calamoichthys calabaricus*. Anat. Anz., Bd. 10, p. 465—470. 1895.
27. Bochenek, A. O unerwieniu spłotów naczyniowych mózgu zaby. (Ueber die Nervenendigungen in den Plexus chorioidei des Frosches). Bull. Internat. de l'Acad. des Sciences de Cracovie, Juillet 1899, p. 346—348.
28. — — Drogi nerwowe przedmózga Salamandry plamistej. (Die Nervenbahnen des Vorderhirns von *Salamandra maculosa*.) Bull. Internat. de l'Acad. des Sciences de Cracovie. Juillet 1899, p. 338—346. Auch in: Anz. Acad. wiss. Krakau, Juli 1899, p. 338—346.
29. Boll, F. Die Savi'schen Bläschen von *Torpedo*. Arch. f. Anat. 1875.
30. Botazzi. Il cervello anteriore e le vie olfattori centrali dei pesci cartilaginei. Atti di II. Cong. med internaz. Roma 1894, Vol. 4, 1895, Psychiatrie, p. 110—112.
31. Bowers, Mary A. Peripheral Distribution of the Cranial Nerves of *Spelerpes bilineatus*. Proc. Amer. Acad. Arts and Sciences, Vol. 36, 1900. Also: Contr. Zool. Lab. Mus. Comp. Zool. Harvard College. No. 113, p. 179—193.
32. Braem, F. Epiphysis und Hypophysis von *Rana*. Zeitsch. f. wiss. Zool. Bd. 63, p. 433. 1898.
33. Brandes, G. Die Lorenzini'schen Ampullen. Verhandl. d. Deutschen Zool. Ges. 1898, p. 179—182.
34. Braus, Hermann. Beiträge zur Entwicklung der Musculatur und des peripheren Nervensystems der Selachier. Morph. Jahrb., Bd. 27, p. 415—496, 501—629. 1899.

35. Bunge, R. Die Nervenendigungen in der Froschhaut. Med. Inaug.-Dissertation, Halle a. S. 1892.
36. Bunker, F. S. On the Structure of the Sense Organs of the Lateral Line of *Ameiurus nebulosus* le S. Anat. Anz., Bd. 13, p. 256—260. 1897.
37. Burckhardt, R. Die Zirbel von *Ichthyophis glutinosus* und *Protopterus annectens* Anat. Anz., Bd. 6, p. 348—349. 1891.
38. — — Untersuchungen am Hirn und Geruchsorgan von Triton und *Ichthyophis*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 52, p. 369—403. 1891.
39. — — Das Centralnervensystem von *Protopterus annectens*. Eine vergleichende anatomische Studie. Pp. 64. Berlin 1892.
40. — — The Central Nervous System of *Protopterus annectens*. Jour. Comp. Neur., Vol. 2, p. 89—91. 1892.
41. — — Ueber das Centralnervensystem der Dipnoer. Verhandl. d. Deutschen Zool. Ges., 2. Jahresvers. zu Berlin, 1892, p. 92—95.
42. — — Die Homologien des Zwischenhirndaches und ihre Bedeutung für die Morphologie des Hirns bei niederen Vertebraten. Anat. Anz. Bd. 9, p. 152—155. 1893.
43. — — Der Bauplan der Wirbelthiergehirne. Morph. Arbeiten, Bd. 4, p. 131—150. 1894.
44. — — Bemerkungen zu K. F. Studnička's Mittheilung über das Fischgehirn. Anat. Anz., Bd. 9, p. 468—469. 1894.
45. — — Schlussbemerkungen zu K. F. Studnička's Mittheilungen über das Fischgehirn. Anat. Anz., Bd. 10, p. 207—208. 1895.
46. — — Beitrag zur Morphologie des Kleinhirns der Fische. Arch. f. Anat. und Physiol., 1897. Review in: Jour. Comp. Neur., Vol. 8, p. XVI.
47. — — Die Einheit des Sinnesorgansystems bei den Wirbelthieren. Tagebl. 5. Internat. Zool. Cong., Berlin 1901, No. 8, S. 10.
48. Burne, R. H. Note on the Innervation of the Supraorbital Canal in the Catfish (*Chimaera monstrosa*). Proc. Zool. Soc. London, 1901, Vol. I, p. 184—187.
49. Cajal, P. Ramon. El lobulo optico de los peces (Teleosteos). Riv. trimestral micrografica, T. 4, Madrid 1899.
50. — Estructura fundamental de la corteza cerebral de los batracios, reptiles, y aves. 1891. Nicht mir zugänglich.
51. — — Investigaciones micrograficas en ed encefalo de los batracios y reptiles. Pp. 88. Zaragossa 1894.
52. — — L'encephale des Amphibiens. Bibliogr. Anat., T. 4, p. 232—252. 1896.
53. — — Notas preventivas sobre la estructura del encefalo de los teleosteos. Anal. Soc. Esp. Hist. Nat., T. 23, p. 93—99. Nicht mir zugänglich.
54. — — Beitrag zum Studium der Medulla oblongata des Kleinhirns und des Ursprungs der Gehirnnerven. Trans. von Bresler, Leipzig, 1896.
55. Catois, E. Sur l'histologie et l'anatomie microscopique de l'encephale chez les poissons. C. R. Acad. Sci. Paris, T. 124, p. 204—206. 1897.
56. — — Note sur l'histogenese du bulbe olfactif chez le sélaciens. Bull. Soc. Linn. Normandie. (5). T. 1, p. 79—84. 1897.
57. — — Note sur l'anatomie microscopique de l'encephale chez les poissons (Téléostéens et Sélaciens). Structure des cellules nerveuses. Bull. de la Soc. Linn. Normandie. Ser. 5, T. 2, p. 32. 1899.
58. — — Recherches histologiques sur les voies olfactives et sur les voies cerebelleuses chez les poissons (Téléostéens et Sélaciens). C. R. 28. Sess. Par I, p. 273; Par. II, p. 515—519. 1900.
59. — — Recherches sur l'histologie et l'anatomie microscopique de l'encephale chez les poissons. Pp. 172. Lille, 1901.
60. Clapp, Cornelia. The Lateral Line System of *Batrachus tau*. Jour. Morph., Vol. 15, p. 223—264. 1898.

61. Coggi, Alessandro. Sulla sviluppo della Ampolle di Lorenz. *Acti della Reale Accad. dei Lincei*, 1891, Ser. 4, Vol. 7.
62. Coghill, C. E. Nerve Termini in the Skin of the Common Frog. Part. 1. *Jour. Comp. Neur.*, Vol. 9, p. 53—63. 1899.
63. — — The Rami of the Fifth Nerve in Amphibia. *Jour. Comp. Neur.*, Vol. 11, p. 48—60. 1901.
64. — — The Cranial Nerves of *Amblystoma tigrinum*. Read before the American Morphological Society, Chicago, Dec. 1901. *Abstract. Science*, April 11, 1902.
65. Cole, Frank J. On the Sensory and Ampullary Canals of *Chimaera*. *Anat. Anz.*, Bd. 12, p. 172—182. 1896.
66. — — The Cranial Nerves of *Chimaera monstrosa*. *Proc. Roy. Soc. Edinb.*, Vol. 21, March. 1896, p. 49—56.
67. — — On the Cranial Nerves of *Chimaera monstrosa* Linn., with a discussion of the Lateral Line System and of the Morphology of the Membrana tympani. *Trans. Roy. Soc. Edinb.*, Vol. 38, p. 631—680. 1896.
68. — — Observations on the Structure and Morphology of the Cranial Nerves and Lateral Sense Organs of Fishes, with especial Reference to the Genus *Gadus*. *Trans. Linn. Soc. London*, Ser. 2, Zool. 7, p. 115—221. 1898.
69. — — The Peripheral Distribution of the Cranial Nerves of *Ammocoetes*. *Anat. Anz.*, Bd. 15, p. 195—200. 1898.
70. — — Reflections on the Cranial Nerves of Fishes. *Trans. Liverpool Biol. Soc.*, Vol. 5, p. 228—247. 1898.
71. — — On the Cranial Nerves and Sense Organs of Fishes. *Anat. Anz.*, Bd. 16, p. 40—48. 1899.
72. — — and Johnstone, J. *Pleuronectes*. Appendix to: Report for 1901 on the Lancashire Sea Fisheries Lab. at Univ. Coll., Liverpool, p. 252.
73. Collinge, Walter E. The Lateral Canal System of *Lepidosteus osseus*. *Proc. Birmingham Phil. Soc.*, Vol. 8, p. 263—272. 1893.
74. — — The Morphology of the Sensory Canal System in some Fossil Fishes. *Proc. Birmingham, Phil. Soc.*, Vol. 9, p. 1—14. 1894—95.
75. — — On the Sensory Canal System of Fishes. *Brit. Assoc. Rep.* 1893—1894. p. 810—811.
76. — — On the Unsymmetrical Distribution of the Cranial Nerves of Fishes. *Jour. Anat. and Physiol.*, Vol. 29, N. S. 9, p. 352—354. 1895.
77. — — Some Researches on the Sensory Canal System of Ganoids. *Proc. Natur. Soc. Birmingham*, Vol. 8, p. 7, 1895.
78. — — On the Sensory and Ampullary Canals of *Chimaera* (Abstract). *Zool. Anz.*, Bd. 19, p. 21, 1896.
79. — — On the Sensory Canal System of Fishes. *Teleostei. Subord. A. Physostomi*. *Proc. Zool. Soc. London*, 1895, Pt. II, p. 274—299.
80. — — The Sensory Canal of Fishes. I. Ganoids. *Q. J. M. S.*, Vol. 36, p. 499—537. 1895.
81. — — On the Sensory and Ampullary Canals of *Chimaera*. *Proc. Zool. Soc. London*, 1896, p. 878—888, 890. Abstract in *Zool. Anz.*, Bd. 19, p. 31.
82. — — The Preopercular Zone and Sensory Canal of *Polypterus*. *Anat. Anz.*, Bd. 12, p. 87. 1896.
38. Crisafulli, E. Ricerche sul sistema nervoso e sui poteri funzionali di alcuni vertebrati inferiori (Pesci). *Giorn. d. Associaz. Napoletana di Med. e Natural*, Anno 10, p. 69—96. 1900.
84. Cunningham. A Treatise on the Common Sole (*Solea vulgaris*) considered both as an organism and as a commodity. P. 1—147. Plymouth, 1890.

85. David J. On the histological Structure of the Brain of Petromyzon. Jour. Comp. Neur., Vol. 2, p. 92—94. 1894.
86. — — Die Lobi inferiores des Teleostier- und Ganoidengehirnes. Inaug.-Diss., p. 50, Basel, 1892.
87. Dean, Bashford. Fishes Living and Fossil. An Outline of their Forms and probable Relationships. New-York and London, 1895.
88. Deyl, J. Zur vergleichenden Anatomie des Sehnerven. I. Theil. Prague Acad., 1895, p. 1—78, 80.
89. — — Contribution à l'étude comparée du nerf optique. Bibliogr. Anat. Nicolas, 4. Ann., p. 61—78. 1896.
90. Donaldson, H. Observations on the Weight and Length of the Central Nervous System and of the Legs in Bullfrogs of various Sizes. Jour. Comp. Neur., Vol. 8, p. 324—335. 1898.
91. Drüner, L. Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln der Urodelen. I. Theil. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. u. Ontog., Bd. 15, p. 435—622. 1901.
92. Eberth u. Bunge. Die Endigungen der Nerven in der Haut des Frosches. Anat. Hefte 5. 1892.
93. Edinger, L. Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. I. Das Vorderhirn. p. 32, Frankfurt a. M. 1888. Aus: Abhdlg. d. Senckenberg. Naturf.-Gesellschaft.
94. — — Untersuchungen u. s. w. 2. Das Zwischenhirn. Ibid., p. 56. 1892.
95. — — Untersuchungen u. s. w. 4. Studien über das Zwischenhirn der Reptilien. Ibid. 1899, p. 161—197.
96. — — Untersuchungen u. s. w. 2. Das Zwischenhirn. I. Das Zwischenhirn der Selachier und der Amphibien. Anat. Anz., Bd. 7, p. 472—476. 1892.
97. — — Vergleichend-entwicklungsgeschichtliche und anatomische Studien im Bereiche der Hirnanatomie. 3. Reichapparat und Ammonshorn. Anat. Anz., Bd. 8, p. 305—321. 1892.
98. — — Vorlesungen. 5. Auflage. 1896.
99. — — Die Entwicklung der Gehirnbahnen in der Thierreihe. Deutsche med. Wochenschr., Bd. 22, p. 621—626. 1896.
100. — — Das Cerebellum von Scyllium canicula. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 58, p. 661—678. 1901.
101. — — u. Wallenberg. Untersuchungen über das Gehirn der Tauben. Anat. Anz., Bd. 15, p. 245—271. 1899.
102. Eisig. Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte, nebst Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Physiologie. Fauna u. Flora d. Golf. v. Neapel, XVI. Monographie. Berlin 1887.
103. Emery, C. Le Specie del Genere Fierasfer del Golfo di Napoli e Regioni limitrofe. Fauna und Flora d. Golf. v. Neapel, II. Monographie, p. 1—76. Leipzig 1880.
104. d'Erchia, Florenzo. Contributo allo studio della volta del cervello intermedio, e della regione parafasaria in embrioni di Pesci e di Mammaferi. Monit. Zool. Ital., 7. Ann., p. 75—80, 118—122. 1896.
105. Ewart, J. C. On the Cranial Nerves of Elasmobranch Fishes. Preliminary Communication. Proc. Roy. Soc., Vol. 45, p. 524—537. 1889.
106. — — The Lateral Sense Organs of Elasmobranchs. I. The Sensory Canals of Laemargus. Trans. Roy. Soc. Edinb., Vol. 37, p. 59—86. 1893.
107. — — and Mitchell, J. C. On the Lateral Sense Organs of Elasmobranchs. II. The Sensory Canals of the Common Skate (Raia batis). Trans. Roy. Soc. Edinb., Vol. 37, p. 87—106. 1893.

108. Ewart, J. C., and Cole, F. J. On the Dorsal Branches of the Cranial and Spinal Nerves of Elasmobranchs. Proc. Roy. Soc. Edinb., Vol. 20, p. 475—481. 1893—95.
109. Fischer, J. G. Anatomische Abhandlungen über die Perrenibranchiaten und Derotremen. Heft 1, Hamburg, 1864.
110. Fish, Pierre. The Central Nervous System of *Desmognathus fusca*. Jour. Morph., Vol. 10, p. 231—286. 1895.
111. Fritsch, C. Ueber Bau und Bedeutung der Kanalsysteme unter der Haut der Selachier. Sitzungsab. d. Königl. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. 1884.
112. — — Die äussere Haut und die Seitenorgane des Zitterwelses (*Malapterurus electricus*). Sitzungsab. d. Königl. Akad. d. Wissensch. 1886, XXII, p. 415.
113. — — Untersuchungen über den feineren Bau des Fischgehirnes. 1878.
114. — — Ueber Bau und Bedeutung der Kanalsysteme unter der Haut der Selachier. Sitzungsab. d. Königl. Akad. d. Wissensch., 1888, VIII, p. 278—306.
115. — — Die elektrischen Fische. II. Abtheilung. Die Torpedineen. p. 1—146. Leipzig 1890.
116. Fritz, F. Ueber die Structur des Chiasma nervorum opticorum bei Amphibien. Diss. Zürich. 1899. p. 72. Auch in: Jena. Zeitsch. f. Naturwiss., N. F. Bd. 26, p. 191—262. 1899.
117. Froiep, A. Ueber das Homologon der Chorda tympani bei niederen Wirbelthieren. Anat. Anz., Bd. 2, p. 486—493. 1887.
118. — — Zur Entwicklungsgeschichte der Kopfnerven. Vhdlgn. Anat. Ges. 1891.
119. Fuchs, S. Ueber die Function der unter der Haut liegenden Kanalsysteme bei den Selachiern. Plueger's Archiv f. d. Ges. Phys. d. Mensch. u. d. Thiere, Bd. 59, p. 454—478. 1895.
120. Fürbringer, Max. Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichenden Morphologie. Gegenbaur's Festschrift, Bd. 3, p. 349—788. Leipzig 1896.
121. Fusari, R. Ricerche intorno alla fina anatomia dell' encefalo dei Teleostei; nota preventiva. p. 6. Pavia 1886. Estr. dal. Bolletino scientifico, Vol. 8, v. 36—42. Auch in: Atti della R. Accad. dei Lincei. Rendiconto IV. 3. p. 148—150.
122. — — Untersuchungen über die feinere Anatomie des Gehirns der Teleostier; Internat. Monatsch. f. Anat., Bd. 4, p. 275—301. 1887. Auch in: Atti della R. Accad. dei Lincei, 1887, IV, a.
123. — — La terminazione centrale del nervo ottico nei Teleostei. Riv. del pathol. nerv. e ment., Vol 1., p. 300—302. 1896.
124. Garman, H. Some Notes on the Brain and pineal Structures of *Polyodon folium*. Bull. III. State Lab. Nat. Hist. 5, S. 299—310. 1896.
125. Garman, S. On the Lateral Canal System of Selachia and Holocephala. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College. 17, p. 57—119. 1888.
126. — — The Vesicles of Savi. Science, Vol. 19, p. 128. 1892.
127. Gaskell, W. H. On the Structure, Distribution, and Function of the Nerves which innervate the Viscera and Vascular Systems. Journ. of Physiol., Vol. 7. p. 1—80. 1886.
128. — — On the Origin of Vertebrates deduced from the Study of Ammocoetes. Part. IX. On the Origin of the Optic Apparatus; the Meaning of the Optic Nerves. Journ. Anat. and Physiol., Bd. 35, N. S. 15, p. 224—267. 1901.
129. Gaupp, E. Anatomie des Frosches. II. Abtheilung, 1. Heft. Nervensystem. p. 1—224. Braunschweig 1897.
130. — — Zirbel, Parietalorgan und Paraphysis. Ergebnisse, 1897, p. 208—285.

131. van Gehuchten, A. Contribution à l'étude du système nerveuse des Téléostéens. *La Cellule*, T. 10, p. 255—295. 1894.
132. — — Les Cellules de Rohon dans la moelle épinière et la moelle allongée de la truite. *Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique*, 1895, p. 495—519.
133. — — Contribution à l'étude des cellules dorsales (Hinterzellen) dans la moelle épinière des vertebres inferieurs. *Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique*, 3. Ser. S. 34, p. 24—38. 1897.
134. — — Le ganglion basale, le commissure posthabénulaire, le faisceau longitudinal postérieur, et les cellules médullaires dorsales de neuraxe de Salamandra. *Verhandl. Anat. Ges., II. Versamml.*, p. 119—123. 1897.
135. Goronowitsch, N. Das Gehirn und die Cranialnerven von *Acipenser ruthenus*. Ein Beitrag zur Morphologie des Wirbelthierkopfes. *Morph. Jahrb.*, Bd. 18, p. 427—514. 1888.
136. — — Der Trigemino-Facialis Complex von *Lota vulgaris*. *Gegenbaur's Festschrift*, Bd. 3, p. 1—44. 1896.
137. — — Untersuchung über die erste Anlage der Cranialnerven bei *Salmo fario*. *Nouv. Mem. Soc. Imp. Natural. Moscou*, Bd. 16, p. 1—55. 1899.
138. Goette. Die Entwicklungsgeschichte der Unke (*Bombinator igneus*). Leipzig 1875.
139. Green, H. A. On the Homologies of the Corda tympani in the Selachians. *Jour. Comp. Neur.*, Vol. 10, p. 411—421. 1900.
140. Grönberg und Klinkowström. Zur Anatomie der *Pipa americana*. 2. Verdauungs-, Respirations-, und Urogenitalorgane, sammt Nervensystem. *Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. u. Ontog.*, Bd. 7, p. 629—643. 1894.
141. Haller, B. Ursprung des Nervus Vagus bei den Knochenfischen. *Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges.*, 5. Jahresvers., Strassburg, p. 55—61. 1895.
142. — — Untersuchungen über die Hypophyse und die Infundibularorgane. *Morph. Jahrb.*, Bd. 25, p. 31—113. 1896.
143. — — Der Ursprung der Vagusgruppe bei den Teleostiern. *Gegenbaur's Festschrift*, Vol 3, p. 95—102. 1896.
144. — — Vom Bau des Wirbelthiergehirns. I. Theil. *Salmo* und *Scyllium*. *Morph. Jahrb.*, Bd. 26, p. 345—641. 1898.
145. Harrison, R. G. The Development of the fins of Teleostei. *Johns Hopkins Univ. Circ.* 3. 1894.
146. — — Die Entwicklung der unpaaren und paarigen Flossen der Teleostier. *Arch. f. mik. Anat. und Entw.*, Bd. 46, p. 75. 1895.
147. — — The Histogenesis of the peripheral Nervous System in *Salmo salar*. *Biol. Bull.*, Vol. 2, p. 352—353. 1901.
148. — — Ueber die Histogenese des peripheren Nervensystems bei *Salmo salar*. *Arch. f. mik. Anat. und Entw.*, Bd. 57, p. 354—444. 1901.
149. Herrick, C. J. The Cranial Nerves of *Amblystoma punctatum*. *Jour. Comp. Neur.*, Vol. 4, p. 193—207. 1894.
150. — — The Cranial Nerve Components of Teleosts. *Anat. Anz.*, Bd. 13, p. 425 bis 431. 1897.
151. — — The Cranial Nerves of Bony Fishes. *Jour. Comp. Neur.*, Vol. 8, p. 162 bis 170. 1898.
152. — — The Peripheral Nervous System of the Bony Fishes. *Bull. U. S. Fish. Com.*, 1898—1899.
153. — — The Cranial and First Spinal Nerves of *Menidia*; a Contribution upon the Nerve Components of Bony Fishes. *Jour. Comp. Neur.*, Vol. 9, p. 153—455. 1899. Auch in: *Arch. of Neur. a. Psychopath.*, Vol. 2, p. 21—319. 1899.
154. — — The Metameric Value of the Sensory Components of the Cranial Nerves. *Science*, N. S. Vol. 9, p. 312—313. 1899.

155. Herrick, C. J. The Trigemino-facial Ganglionic Complex of *Gadus* and *Ameiurus*. Science, N. S. Vol. 11, p. 168—169. 1900.
156. — — A Contribution upon the Cranial Nerves of the Cod Fish. Jour. Comp. Neur., Vol. 10, p. 265—322. 1900.
157. — — The Cranial Nerves and Cutaneous Sense Organs of the North American Siluroid Fishes. Jour. Comp. Neur., Vol. 11, p. 117—249. 1901.
158. Herrick, C. L. and C. J. Contributions to the Morphology of the Brain of Bony Fishes. I. Siluridae. Jour. Comp. Neur., Vol. 1, p. 211—228. 1891.
159. Herrick, C. L. Contributions etc. II. Studies on the Brain of some American Freshwater Fishes. Jour. Comp. Neur., Vol. 1, p. 229—245. 1891.
160. — — Contributions to the Comparative Morphology of the Central Nervous System. Topography and Histology of the Brain of certain Ganoid Fishes. Jour. Comp. Neur., Vol. 1, p. 149—183. 1891.
161. — — Contributions to the Morphology of the Brain of Bony Fishes. III. Studies on the Brain of some American Freshwater Fishes. Jour. Comp. Neur., Vol. 1, p. 333—358. Vol. 2, p. 21—72. 1891.
162. — — The Commissures and Histology of the Teleost Brain. Anat. Anz., Bd. 6, p. 676—681. 1891.
163. — — Notes on the Anatomy and Histology of the Prosencephalon of Teleosts. Amer. Nat., Vol. 26, p. 112. 1892.
164. — — Contributions to the Morphology of the Brain of Bony Fishes Part II. Studies on the Brain of some American Freshwater Fishes (continued). Jour. Comp. Neur., Vol. 2, p. 21—72. 1892.
165. — — Additional Notes on the Teleost Brain. Anat. Anz. Bd. 7, p. 422—431. 1892.
166. Heymans et van der Stricht. Sur le systeme nerveuse de l'Amphioxus, et en particulier sur la constitution et la genese des racines sensibles. Memoires couronnées . . publiée p. l'Acad. Roy. des Sciences de Belgique. T. 56, p. 74. 1896.
167. — — Quelques données sur le systeme nerveuse de l'Amphioxus. Proc. 4. Internat. Cong. Zool., Cambridge, p. 165. 1899.
168. His, W. sen. Eröffnungsrede. (Ueber die allgemeine Morphologie des Gehirnes,) Vhdlgn. Anat. Ges., 6. Versamml. in Wien. Juni 1892, p. 3—22.
169. Holm, J. F. Some notes on the early Development of the Olfactory Organ of *Torpedo*. Anat. Anz., Bd. 10, p. 201—207. 1894.
170. — — The Development of the Olfactory Organ in the Teleostei. Morph. Jahrb., Bd. 21, p. 620—624. 1895.
171. Holt, E. W. L. Some Stages in the Development of the Brain of *Clupea harengus*. Proc. Roy. Soc. London, Vol. 47, p. 199—202. 1890.
172. — — Observations on the Development of the Teleostean Brain with especial Reference to that of *Clupea harengus*. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. u. Ontog., Bd. 4, p. 478—500. 1890.
173. — — The Recessus orbitalis an accessory visual Organ in Pleuronectid Fishes. Journ. Marine biol. assoc. Unit. Kgd., N. S., Vol. 3, p. 185—188. 1894.
174. Horton-Smith, R. G. On Efferent Fibres in the Posterior Roots of the Frog. Jour. of Physiol., Vol. 21, p. 101—111. 1897.
175. Houser, G. L. The Neurones and the Supporting Elements of the Brain of a Selachian. Jour. Comp. Neur., Vol. 11, p. 65—175. 1901.
176. Jackson, W. und Clarke, W. The Brain and Cranial Nerves of *Echinorhinus spinosus*. Jour. Anat. and Physiol., Vol. 10, p. 75—107. 1876.
177. Jabobson. Extrait d'un memoire sur un organe particulier de sens dans les raies et les squales. Bull. des Sciences de la Soc. philom. de Paris, T. 3. 1813.

178. Jagodowski, K. P. Zur Frage nach der Endung des Geruchsnerven bei den Knochenfischen. *Anat. Anz.*, Bd. 19, p. 257—267. 1901.
179. Johnston, J. B. The Olfactory Lobes, Fore Brain, and Habenular Tracts of Acipenser. *Zool. Bull.*, Vol. I, p. 221—241. 1898.
180. — — Hind Brain and Cranial Nerves of Acipenser. *Anat. Anz.*, Bd. 14, p. 580—602. 1898. Review by Strong in: *Jour. Comp. Neur.*, Vol. 8. 1898.
181. — — The Giant Ganglion Cells of Catostomus and Coregonus. *Jour. Comp. Neur.*, Vol. 10, p. 375—381. 1900.
182. — — The Brain of Acipenser. A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Brain. *Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. u. Ontog.*, Bd. 15, p. 59—260. 1901.
183. — — Some Points in the Brain of Lower Vertebrates. Abstract in: *Biol. Bull.*, Vol. 2, July. 1901.
184. — — The Brain of Petromyzon. *Jour. Comp. Neur.*, Vol. 12, p. 1—86. 1902.
185. — — An Attempt to define the Primitive Functional Divisions of the Vertebrate Nervous System. *Jour. Comp. Neur.*, Vol. 12, p. 87—106. 1902. Abstract in: *Science*, April 4. 1902.
186. Juge, M. Recherches sur les nervs cerebraux et la musculature cephalique du *Salmo glanis*. *Rev. Suisse de Zool.*, Geneve, T. 6, p. 1—171. 1899.
187. Kallius, E. Endigungen sensibler Nerven bei Wirbelthieren. *Ergebnisse*, 1895, p. 55—94.
188. Kingsbury, B. F. On the Brain of *Necturus maculatus*. *Jour. Comp. Neur.*, Vol. 5, p. 139—205. 1895.
189. — — The Lateral Line System of Sense Organs in some American Amphibia and Comparison with the Dipnoans. *Trans. Amer. Mic. Soc.*, Vol. 17, p. 115—143, 144—154. 1896.
190. — — The Encephalic Evaginations in Ganoids. *Jour. Comp. Neur.*, Vol. 7, p. 37—44. 1897.
191. — — The Structure and Morphology of the Oblongata in Fishes. *Jour. Comp. Neur.*, Vol. 7, p. 1—36. 1897.
192. Kingsley, J. S. On three Points in the Nervous Anatomy of Amphibians. *Jour. Comp. Neur.*, Vol. 6, p. 54—58. 1896.
193. Knox. On the Theory of the Existence of a Sixth Sense in Fishes. *Edinburgh. Jour. of Science*, Vol. 2. 1825.
194. Koelliker, A. Untersuchungen zur vergleichenden Gewebelehre. *Vhdlgn. d. physikal.-med. Gesellsch. zu Würzburg*. 1856.
195. — — Gewebelehre. 6. Aufl., Bd. 2. 1896.
196. Kolster, R. Ueber die Mauthnerschen Fasern einiger Teleostier. *Vhdlgn. Anat. Gesellsch.*, 12. Versamml., p. 145—148. 1898.
197. Koeppen, M. Zur Anatomie des Froschgehirns. *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, *Anat. Abth.* 1888.
198. Krause, C. Experimentale Untersuchungen über die Sehbahnen des Goldkarpfens (*Cyprinus auratus*). *Arch. f. mik. Anat. u. Entw.*, Bd. 51, p. 820. 1898.
199. von Kupffer, C. The Development of the Cranial Nerves of Vertebrates. *Trans. by Strong. Jour. Comp. Neur.*, Vol. I, p. 246—264, 315—332. 1891.
200. — — Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten. H. 1. Die Entwicklung des Kopfes von *Acipenser sturio* an Medianschnitten untersucht. München und Leipzig. 1893.
201. — — Studien u. s. w. H. 3. Die Entwicklung der Kopfnerven von *Ammocoetes planeri*. München. 80 pp. 1895.
202. — — Entwicklungsgeschichte des Kopfes. *Ergebnisse*. Bd. 5. 1895, p. 562—618. 1896.

203. von Lenhossek, M. Die Nervendigungen in den Endknospen der Mundschleimhaut der Fische. Vhdlgn. d. Naturf. Gesellsch. zu Basel. Bd. 10. 1892.
204. — — Der feinere Bau und die Nervendigungen der Geschmacksknospen. Anat. Anz., Bd. 8, p. 121—127. 1893.
205. Leydig, F. Ueber die Schleimcanäle der Knochenfische. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med., p. 170—181. 1850.
206. — — Ueber die Nervenknöpfe in den Schleimkanälen von *Lepidoleprus*. *Umbrina* und *Corvina*. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med. 1851.
207. — — Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852.
208. — — Anatomisch-histologische Untersuchungen über die Fische und Reptilien. Berlin 1853.
209. — — Kleinere Mittheilungen zur thierischen Gewebelehre. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med. 1854.
210. — — Ueber Organe eines sechsten Sinnes. Nova Acta Acad. caes. Leopoldino-Carolin. genn. nat. curios. 34. Dresden 1868.
211. — — Nervenkörperchen in der Haut der Fische. Zool. Anz., Bd. 11. 1888.
212. — — Integument und Hautsinnesorgane der Knochenfische. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. u. Ontog., Bd. 8, p. 1—152. 1895.
213. Locy, Wm. A. Contribution to the Structure and Development of the Vertebrate Head. Jour. Morph., Vol. 11, p. 497—594. 1895.
214. Lundborg, H. Die Entwicklung der Hypophysis und des Saccus vasculosus bei Knochenfischen und Amphibien. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. u. Ontog., Bd. 7, p. 667—687. 1895.
215. Malme, G. O. Studien über das Gehirn der Knochenfische. Bihang till Koosvenska Vet. akad. Handlingar, Bd. 17, p. 60. 1891. Separat, Stockholm 1892.
216. Milnes-Marshall, A. and Spencer, B. Observations on the Cranial Nerves of Scyllium. Quar. Jour. Mic. Sci., Vol. 21. 1881.
217. — — Observations on the Cranial Nerves of Scyllium. Studies Biol. Lab. Owens Coll. Manchester 1886, p. 87—123.
218. Mayer, F. Das Centralnervensystem von *Ammocoetes*. I. Vorder-, Zwischen- und Mittelhirn. Anat. Anz., Bd. 13, p. 649—657. 1897.
219. Mayser, P. Vergleichend-anatomische Studien über das Gehirn der Knochenfische mit besonderer Berücksichtigung der Cyprinoiden. Zeit. f. wiss. Zool., Bd. 36, pag. 259—364. 1881.
220. Mc Gregor, J. H. Preliminary Note on the Cranial Nerves of *Cryptobranchus alleghaniensis*. Jour. Comp. Neur., Vol. 6, p. 45—53. 1896.
221. Merkel, Fr. Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere. p. 1—214. Rostock 1880.
222. Miller, W. S. The Brain of *Necturus maculatus*. Bull. Wisconsin. No. 33. Science Ser. 2, p. 227—234. 1900.
223. Minckert, W. Zur Topographie und Entwicklungsgeschichte der Lorenzini-schen Ampullen. Anat. Anz., Bd. 19, p. 497—527. 1901.
224. Mirto, D. Sulla fina anatomia del tetto ottico dei pesci teleostei e sull' origine reale del nervo ottico. Riv. sperim. di freniatr., Vol. 21, p. 136—148. 1895. Nicht mir zugänglich.
225. — — La terminazione centrale del nervo ottico nei Teleostei. In risposta alla nota d. R. Fusari. Riv. patol. nerv. e ment., Vol. 1, p. 394—396. R. Fusari Repliqua, p. 396. 1896.
226. Mitrophanow, P. Etude embryogénique sur les Sélachiens. Arch. de Zool. exp. et gen., 3^e Ser., T. 1. 1893.

227. Morrill, A. D. Innervation of the Olfactory Epithelium. Jour. Comp. Neur., Vol. 8, p. 180—182. 1898.
228. — — The Pectoral Appendages of *Prionotus* and their Innervation. Jour. Morph., Vol. 11, p. 177—191. 1895.
229. — — The Innervation of the Auditory Epithelium of *Mustelus canis* de Kay. Jour. Morph., Vol. 14, p. 61—82. 1897.
230. — — Report of the Neurological Seminar of the Marine Biological Laboratory, Woods Holl. Mass., for 1898. Jour. Comp., Neur., Vol. 8, p. 148—152. 1898.
231. Müller, H. [Ueber die Lorenzini'schen Ampullen und die Savi'schen Bläschen.] Vhdlgn. der physikal.-med. Gesellsch. zu Würzburg. 1851. Nicht mir zugänglich.
232. Myers, B. D. Investigation of the Course of the Fibres in the Optic Chiasma of *Bufo lentiginosus*. Science, N. S. Vol. 10, p. 882. 1899.
233. Nakagawa, I. The Origin of the Cerebral Cortex and the Homology of the Optic Lobe Layers in the Lower Vertebrates. Jour. Morph., Vol. 4, p. 1—10. 1890.
234. Neal, H. V. The Development of the Hypoglossus Musculature in *Petromyzon* and *Squalus*. Anat. Anz., Bd. 13, p. 441—463. 1897.
235. — — The Early Stages of the Development of the Ventral Nerves in Cyclostomes and Selachians. Abstract. Science, Vol. 11, p. 250—251. 1900.
236. Neumayer, L. Die Grosshirnrinde der niederen Vertebraten. Sb. d. Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. zu München, Bd. 11, p. 60—70. 1895.
237. — — Histologische Untersuchungen über den feineren Bau des Centralnervensystems von *Esox lucius* mit Berücksichtigung vergleichend-anatomischer und physiologischer Verhältnisse. Arch. f. mik. Anat. u. Entw., Bd. 44, p. 345—365. 1895.
238. Niemack, J. Der nervöse Apparat in den Endscheiben der Froschzunge. Anat. Hefte, Bd. 5, p. 235—248. 1892.
239. Norris, H. W. Homologies of the Cyclostome Ear. Proceedings of the Iowa Acad. of Science, Vol. 3, p. 29—31. 1896.
240. Osborn, H. F. The Origin of the Corpus Callosum, a Contribution on the Cerebral Commissures of the Vertebrata. Morph. Jahrb., Bd. 12, p. 223—252, 530—544. 1887.
241. — — The Corpus Callosum in the Lower Vertebrates. Science, Vol. 8, p. 167—168. 1887.
242. — — A Contribution to the Internal Structure of the Amphibian Brain, Jour. Morph., Vol. 2, p. 51—96. 1888.
243. Oyarzun. Ueber den feineren Bau des Vorderhirns der Amphibien. Arch. f. mik. Anat., Bd. 35, p. 380—388. 1890.
244. Peabody, J. E. The Ampullae of Lorenzini of the Selachii. Zool. Bull., Vol. 1, p. 163—178. 1897.
245. Pinkus, F. Die Hirnnerven des *Protopterus annectens*. Morph. Arbeit., Bd. 4, p. 275—346. 1894.
246. — — Ueber einen noch nicht beschriebenen Hirnnerven des *Protopterus annectens*. Anat. Anz., Bd. 9, p. 562—566. 1895.
247. Platt, Miss J. A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Head based on a Study of *Acanthias vulgaris*. Jour. Morph., Vol. 5, p. 79—112. 1891.
248. — — Ontogenetische Differenzirung des Ektoderms in *Necturus*. Arch. f. mik. Anat., Bd. 43, 1896.
249. — — Ontogenetic Differentiations of the Ectoderm in *Necturus*. Study II. On the Development of the peripheral Nervous System. Quart. Jour. Mic. Sci., Vol. 38, p. 485—547. 1896.

250. v. Plessen u. Rabinovicz. Die Kopfnerven von *Salamandra maculata* im vorgerückten Embryonalstadium, p. 20. München 1891.
251. Pollard, H. B. On the Anatomy and Phylogenetic Position of *Polyterus*. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. u. Ontog., Bd. 5, p. 387—428. 1892.
252. — — The Lateral Line System in Siluroids. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. u. Ontog., Bd. 5, p. 525—550. 1892.
253. Price, G. C. Zur Ontogenie eines Myxinoiden (*Bdellostoma stouti*, L.). Sitzungsab. d. d. math.-phys. Klasse d. k. bayer. Akad. d. Wiss. zu München. 1896. 26. Bd. 1, H. 1.
254. — — Some Points in the Development of a Myxinoid (*Bdellostoma stouti*, L.). Vhdlgn. Anat. Gesellsch. 10. Versamml. Berlin 1896.
255. Rabl-Rückhard, H. Zur Deutung und Entwicklung des Gehirns der Knochenfische. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abth. 1882, p. 111—137.
256. — — Das Grosshirn der Knochenfische und seine Anhangsgebilde. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abth., 1883, p. 279—322.
257. — — Zur onto- und phylogenetischen Entwicklung des Torus longitudinalis im Mittelhirn der Knochenfische. Anat. Anz., Bd. 2, p. 249—251. 1887.
258. — — Das Gehirn der Knochenfische. Biol. Centralbl., Bd. 4, p. 499—510, 528—541. 1884.
259. — — Der Lobus olfactorius impar der Selachier. Anat. Anz., Bd. 8, p. 728—731. 1893.
260. — — Das Vorderhirn der Cranioten. Eine Antwort an F. K. Studnička. Anat. Anz., Bd. 9, p. 536—547. 1894.
261. — — Noch ein Wort an Herrn Studnička. Anat. Anz., Bd. 10, p. 240. 1894.
262. Ramsey, E. The Optic Lobes and Optic Tracts of *Amblyopsis speleus* de Kay. Jour. Comp. Neur., Vol. 11, p. 40—47. 1901.
263. Retzius, G. Zur Kenntniss des centralen Nervensystems von *Myxine glutinosa*. Biol. Untersuchungen N. F. 2, p. 47—53. 1891.
264. — — Zur Kenntniss des Centralnervensystems von *Amphioxus lanceolatus*. Biol. Untersuchungen N. F. 2, p. 29. 1891.
265. — — Die sensiblen Nervenendigungen in der Haut des *Petromyzon*. Biol. Untersuchungen N. F. 3, p. 37—40. 1892.
266. — — Die Endigungsweise des Riechnerven. Biol. Untersuchungen, N. F. 3, p. 25. 1892.
267. — — Die Nervenendigungen in den Endknospen, resp. Nervenbügeln der Fische und Amphibien. Biol. Untersuchungen, N. F. 4, p. 32—36. 1892.
268. — — Das Gehirn und Auge von *Myxine*. Biol. Untersuchungen, N. F. 5, p. 55—68. 1893.
269. — — Ueber die Nervenendigungen in den Zähnen bei Amphibien. Biol. Untersuchungen, N. F. 5, p. 40—41. 1893.
270. — — Ueber die Hypophysis von *Myxine*. Biol. Untersuchungen, N. F. 7, p. 19—21. 1896.
271. — — Zur Kenntniss der Lorenzini'schen Ampullen der Selachier. Biol. Untersuchungen, N. F. 8, p. 75—82. 1899.
272. Ritter, W. E. On the Eyes, the Integumentary Sense Papillae, and the Integument of the San Diego Blind Fish (*Typhlogobius californiensis* Steindacher). Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. 24, p. 54—102. 1893.
273. Romano, A. Sopra i centri nervosi elettrici dei Selachei. Monitore Zool. Ital., Anno 10, Supp. 10, N. S. III—XXIII. 1899. Nicht zugänglich.
274. Ruge, G. Ueber das peripherische Gebiet des Nervus Facialis bei Wirbelthieren. Gegenbaur's Festschrift, Bd. 3, p. 193—348. 1896.

275. Sala. Sur la fine structure du Torus longitudinalis dans le cerveau des Téléostéens. Arch. ital. Biol., Vol. 24, p. 78—88. 1895.
276. Sanders, A. Researches in the Nervous System of *Myxine glutinosa*, p. 44. London and Edinburgh. 1895.
277. Sappey. Etude sur l'appareil mucipare et le système lymphatique des poissons. Paris 1880.
278. Sarasin, P. and F. Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie des ceylonesischen Blindwühle *Ichthyophis glutinosus* L. In: Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon, Bd. 2, Wiesbaden. 1887—1893.
279. Sargent, P. Reissner's Fibre in the Canalis centralis of Vertebrates. Anat. Anz., Bd. 17, p. 33—44. 1899.
280. — — The Development and Function of Reissner's Fibre and its Cellular Connections. A Preliminary Paper. Proc. Amer. Acad. Arts. and Sci., Vol. 36, No. 25. Contrib. from the Zool. Lab. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., No. 122. 1901.
281. Sauerbeck, E. Beiträge zur Kenntniss vom feineren Bau des Selachierhirnes. Anat. Anz., Bd. 12, p. 41—52. 1896.
282. Savi, P. Atti della terza Reunione degli Scienziati Italiani, tenuta in Firenze etc. 1841.
283. — — Etudes anatomiques sur la Torpille. In: Matteucci, Traité des phénomènes électro-physiologiques des animaux. Paris 1844.
284. Schaper, A. Zur feinere Anatomie des Kleinhirnes der Teleostier. Anat. Anz., Bd. 8, p. 705—720. 1893.
285. — — Die morphologische und histologische Entwicklung des Kleinhirnes der Teleostier. Anat. Anz., Bd. 9, p. 489—501. 1894.
286. — — Die morphologische und histologische Entwicklung des Kleinhirnes der Teleostier. Morph. Jahrb., Bd. 21, p. 625—708. 1894. Separat, Leipzig 1894.
287. — — The finer Structure of the Selachian Cerebellum (*Mustelus vulgaris*) as shown by Chrome Silver Preparations. J. Comp. Neur., Vol. 8, p. 20. 1898.
288. — — Zur Morphologie des Kleinhirnes. Verhandl. Anat. Gesell. Tübingen. Ergänzungsheft Anat. Anz., Bd. 16, p. 102—115. 1899.
289. — — Zur Histologie des Kleinhirnes der Petromyzonten. Anat. Anz., Bd. 16, p. 439—446. 1899.
290. Schultze, Max. Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut. Halle 1862.
291. Schulze, F. E. Freie Nervenenden in der Epidermis der Knochenfische. Sitzungsbericht d. kgl. Preuss. Akad. d. Wiss., 1892, p. 87—88. 1892.
292. Shearer, C. On the Nerve Terminations in the Selachian Cornea. Jour. Comp. Neur., Vol. 8, p. 209—217. 1898.
293. Shoemaker. Observations on the Weight and Length of the Central Nervous System and of the Legs in the Frog. Jour. Comp. Neur., Vol. 10, p. 109 bis 132. 1900.
294. Shore, Th. W. Minute Anatomy of the Vagus Nerve in Selachians, with remarks on the segmentation of the cranial nerves. Jour. of Anat., Vol. 23, (N. S. 3), p. 428—452. 1889.
295. Smirnow, A. Materialien zur Histologie des peripheren Nervensystems der Batrachier. Inaug.-Diss. Kasan 1891. Russisch.
296. — — Ueber Endkolben in der Haut der planta pedis und über die Nervendingungen in den Tastkörperchen des Menschen und im Oesophagus des Frosches. Internat. Monatschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 10, p. 241—251. 1895.
297. Smith, C. E. Notes upon the Cerebrum and its Commissures in the Vertebrate Series. Anat. Anz., Bd. 11, p. 91—96. 1895.

298. Solger, B. Mauthner'sche Fasern bei Chamaera. *Morph. Jahrb.*, Bd. 27, p. 322—324. 1899.
299. Sorensen, A. D. Comparative Study of the Epiphysis and Roof of the Diencephalon. *Jour. Comp. Neur.*, Vol. 5, p. 12—72, 153—170. 1895.
300. Stannius, H. Das peripherische Nervensystem der Fische, anatomisch und physiologisch untersucht. 156 pp. Rostock 1849.
301. de Stella. Contribution à l'étude du système nerveux de la grenouille. *Annales de la Soc. de Méd. de Cand.*, 1894.
302. Strong, O. S. The Structure and Homologies of the Cranial Nerves of the Amphibia as determined by their Peripheral Distribution and Internal Origin. *Zool. Anz.*, 1890, p. 598—607.
303. — — The Structure and Homologies etc. II. *Anat. Anz.*, Bd. 7, p. 467—471. 1892.
304. — — The Cranial Nerves of the Amphibia. A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Nervous System. *Jour. Morph.*, Vol. 10, p. 101—230. 1895.
305. Studnicka, F. K. Zur Lösung einiger Fragen aus der Morphologie des Vorderhirnes der Cranioten. *Anat. Anz.*, Bd. 9, p. 302—320. 1893.
306. — — Zur Geschichte des „Cortex cerebri“. *Verhandl. Anat. Gesell.*, 8. Versamml. Strassburg 1894.
307. — — Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Vorderhirnes der Cranioten. I. Abth. *Sitzungsb. d. k. böhm. Gesell. Wiss. Math.-nat. Cl.* 1895, No. 33. 2. Abth. *ibid.* 1896, No. 15.
308. — — Eine Antwort auf die Bemerkungen R. Burckhardt's zu meiner vorläufigen Mittheilung über das Vorderhirn der Cranioten. *Anat. Anz.*, Bd. 9, p. 691—693. 1895.
309. — — Bemerkungen zu dem Aufsatze: „Das Vorderhirn der Cranioten“, von Rabl-Rückhard. *Anat. Anz.*, Bd. 10, p. 130—137. 1895.
310. — — Zur Anatomie der sogenannten Paraphyse des Wirbelthiergehirns. *Sitzungsb. d. k. böhm. Gesell. d. Wiss. Math.-nat. Cl.*, 1895, No. 5, 13 pp.
311. — — Ueber den feineren Bau der Parietalorgane von *Petromyzon marinus*. *Sitzungsb. d. k. böhm. Gesell. d. Wiss. Math.-nat. Cl.* 1899.
312. — — Zur Kritik einiger Angaben über die Existenz eines Parietalorgans bei *Myxine glutinosa*. *Sitzungsb. d. k. böhm. Gesell. Wiss. Math.-nat. Cl.*, 1898, No. 20, 4 pp.
313. — — Noch einige Worte zu meinen Abhandlungen über die Anatomie des Vorderhirnes. *Anat. Anz.*, Bd. 14, p. 561—569. 1898.
314. — — Zur Kenntniss der Parietalorgane und der sogenannten Paraphyse der niederen Wirbelthiere. *Verhandl. Anat. Gesell. Pavia. Ergänzungsheft Anat. Anz.*, Bd. 18, p. 101—110. 1900.
315. — — Einige Bemerkungen zur Histologie der Hypophysis cerebri. *Sitzungsber. d. k. böhm. Gesell. Wiss. Prag.* 1901, 7 pp.
316. — — Ueber eine eigenthümliche Form des Sehnerven bei *Syngnathus acus*. *Sitzungsber. d. k. böhm. Gesell. Wiss. Prag.* 1901, 9 pp.
317. Szczawinska, W. Recherches sur le système nerveux des Sélachiens. *Archives de Biol.*, T. 15, p. 463—509. 1898.
318. Treviranus. Vermischte Schriften anatomischen und physiologischen Inhalts. Bremen 1820.
319. van Wijhe, J. W. Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Amsterdam 1882.
320. — — Over de opvatting eener spinale zenuw als complex van twee zelfstandige zenuwen. *Versl. wit. nat. Af. d. Akad. Wet. Amsterdam.* D. 5, p. 273—281. 1897. Nicht zugänglich.
321. — — Ueber Amphioxus. *Anat. Anz.*, Bd. 8, p. 152. 1893.

322. Wilder, H. H. A Contribution to the Anatomy of *Siren lacertina*. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. u. Ontog., Bd. 4, p. 653–896. 1891.
323. -- — Die Nasengegend von *Menopoma alleghaniense* und *Amphiuma tridactylum* nebst Bemerkungen über die Morphologie des R. ophthalmicus profundus trigemini. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. u. Ontog., Bd. 5. 1892.
324. Willey, A. *Amphioxus and the Ancestors of the Vertebrates*. New-York and London 1894.
325. Wilson, H. V. The Embryology of the Sea Bass (*Serranus atrarius*). Bull. U. S. Fish Com., Vol. 9, p. 209–277. 1891.
326. — — and Mattocks, J. E. The Lateral Sensory Anlage in the Salmon. Anat. Anz., Bd. 13, p. 658–660. 1897.
327. Wllassak. Kleinhirn des Frosches. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abth., Suppl., 1887.
328. Workman, J. S. The Ophthalmic and Eye Muscle Nerves of the Cat Fish (*Ameiurus*). Jour. Comp. Neur., Vol. 10, p. 403–410. 1900.
329. Wright, R. Ramsey. On the Skin and Cutaneous Sense Organs of *Ameiurus*. Proc. Canad. Inst., N. S., Vol. 2, p. 251–269. 1884.
330. — — On the Nervous System and Sense Organs of *Ameiurus*. Proc. Canad. Inst., Toronto, N. S., Vol. 2, p. 352–386. 1884.
331. Edinger, L. Untersuchungen u. s. w. 3. Neue Studien über das Vorderhirn der Reptilien. Abhdlg. d. Senckenb. Naturf.-Gesell., Bd. 19. 1896.
332. Hill, Charles. Developmental History of Primary Segments of the Vertebrate Head. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. u. Ontog., Bd. 13, p. 393–446. 1900.
333. v. Kupffer, C. Ueber die Entwicklung des Kiemenskelets von *Ammocoetes* etc. Verhandl. Anat. Gesell. in Basel, Bd. 10, p. 105–122. 1895.
334. Rohon, J. V. Das Centralorgan des Nervensystems der Selachier. Denkschr. d. Wien. Acad. Math.-Nat. Cl., Bd. 38, p. 43–108. 1878.
335. Scott, W. B. The Embryology of *Petromyzon*. Jour. Morph., Vol. I, p. 253–319. 1887.

Inhalt.

	Seite
Die Funktionsglieder des Nervensystems	991
Das Nervensystem des Amphioxus	995
Cyclostomen, Fische und Amphibien	998
Körperregion	998
Übergang vom Körper zum Kopf	999
Region der typischen Hirnnerven	1005
A. Somatisch sensibles Glied	1005
a) Allgemeines Hautunterglied	1005
b) Spezielles Hautunterglied	1013
B. Somatisch motorisches Glied	1018
C. Splanchnisch sensibles Glied	1030
D. Splanchnisch motorisches Glied	1041
Das Cerebellum	1042
Allgemeine anatomische und physiologische Betrachtungen über das Hinterhirn	1051
Übersicht über das Hinterhirn	1053
Das Mittelhirn	1063
Übersicht über das Mittelhirn	1073
Das Zwischenhirn	1077
A. Der Epithalamus.	1077
B. Der Thalamus	1079
C. Der Hypothalamus.	1081
D. Die Bahnen des Zwischenhirns	1083
E. Übersicht über das Zwischenhirn	1085
Das Vorderhirn	1089
Der Bulbus olfactorius.	1101
Übersicht über das Vorderhirn	1103
Schlussbemerkungen, besonders über Nomenclatur	1110

Die Funktionsglieder des Nervensystems.

Die Vermutung einer Homologie der Nerven niederer Wirbeltiere mit den Nerven des Menschen beeinflusste früher das Studium der Hirnnerven sehr wesentlich. Die Anwendung derselben Namen, die schon früher den menschlichen Nerven gegeben worden waren, ist zugleich der Ausdruck dieser Erwartung und ein Hindernis für das richtige Verständnis des Nervensystems. Die Arbeiten von Stannius bezeichnen den Höhepunkt dieser Periode des Studiums des Nervensystems. Die Resultate seiner Untersuchungen des peripheren Nervensystems der Fische durch anatomisches und histologisches Studium und physiologisches Experiment wurden verhältnismässig wenig erweitert oder verbessert bis auf die letzten zehn Jahre des vorigen Jahrhunderts. Im grossen und ganzen war der Ursprung der Wurzeln im Gehirn ebenso wie die Beziehungen der Wurzeln in den Ganglienkomplexen, der Verlauf und die Verteilung der Hauptzweige, der anatomische Charakter und die Funktion der Fasern jeder Wurzel und jedes Hauptzweiges klar gelegt worden. Die Nerven in den verschiedenen Fischgruppen waren mit einander verglichen und im ganzen richtige Homologien gezogen. Stannius' Werk war verhältnismässig frei von dem Einflusse menschlicher Anatomie und diesem Umstande verdankt es seine Vorzüglichkeit und seinen bleibenden Wert. Jedoch wurden die grossen Modifikationen des Nervensystems, hervorgebracht durch Unterschiede in der Lebensweise, nicht genügend betont, ebensowenig beeinflusste ihn zu jener Zeit die Idee genetischer Beziehungen und einer Entwicklung des Nervensystems.

Dieselben Bedingungen beherrschten das Studium des Centralnervensystems. Erst nachdem eine phylogenetische Interpretation des Gehirns möglich geworden war, wurde auch die Bedeutung der fünf Hauptteile des Gehirns der niederen Wirbeltiere verständlich. Auf der Basis der Arbeiten von Rabl-Rückhard und His konnte der Forscher das Problem der Fundamentalstruktur des Centralnervensystems erst in ver-

ständnisvoller Weise in Angriff nehmen. Unterdessen wurde, begonnen von Leydig zu Stannius' Zeit und fortgesetzt von ihm und andern, eine lange Reihe guter Untersuchungen über die sensiblen Endorgane der niederen Wirbeltiere veröffentlicht und so die Anatomie und Physiologie des Nervensystems der niederen Wirbeltiere auf eine feste Basis gestellt.

Der althergebrachte Gebrauch der in der menschlichen Anatomie gebräuchlichen Namen, welche man auf die Hirnnerven und die Kerne und Faserbündel im Gehirn anwandte, ohne zu beachten, wie wichtig die äussere Umgebung ist, und welchen beherrschenden Einfluss die peripherischen Endorgane auf das Centralsystem haben, behinderte noch immer die Versuche zu einer logischen Interpretation der vorliegenden Thatsachen. Erneute Sorgfalt der Untersuchung und Freiheit der Deutung, die Stannius' Werk charakterisierten, waren nötig. Das wurde ermöglicht durch die neuen Methoden der Forschung auf Grund der Metallimprägnation (Golgi) und der Färbung mit Methylenblau (Ehrlich). Die Resultate zeigten sich zuerst in den Arbeiten von Edinger, von den Gebrüdern Cajal, von Fusari und von van Gehuchten über das Centralnervensystem. Auch im Studium des peripherischen Systems begann eine neue Periode mit den Arbeiten von Ewart und Allis über das Seitenliniensystem, während Strong mit seiner Untersuchung der Kopfnerven der Kaulquappe den ersten wichtigen und umfassenden Beitrag seit Stannius lieferte. Die Litteratur dieser letzten Periode ist so umfangreich und unser Wissen ist so schnell fortgeschritten, dass ich mich hauptsächlich auf die Litteratur seit 1890 beschränken will und auf die früheren Erscheinungen nur so weit Bezug nehme, als in ihnen Beiträge von dauerndem Werte enthalten sind. Ich muss dabei schnell über die Einzelheiten der Verteilung und besonders der Variationen in der Anordnung der Hirnnerventeile hinweggehen, um die allgemeineren Fragen in der Deutung des Nervensystems des Kopfes als Ganzem genügend zu berücksichtigen.

Referent (185) hat die allgemeinen Resultate neuer Untersuchungen in der Form eines neuen Schemas für die Beschreibung des Nervensystems auszudrücken versucht, welches in diesem Artikel befolgt werden wird. Das ganze Nervensystem mit Ausschluss der höheren Gehirncentren und des Sympathicus wird als aus vier Hauptfunktionsgliedern bestehend betrachtet. Jedem Glied liegt die Verrichtung einer gewissen Funktion oder einer Gruppe eng verwandter Funktionen ob, und die aufeinander folgenden Teile jedes Gliedes stellen eine Reihen-Homologie dar.

»Ein gegebenes Funktionsglied besteht aus allen peripherischen Endorganen eines gegebenen Typus, den Nerven-Komponenten, welche diese mit dem Hirn verbinden, und dem Hirnzentrum, in dem diese Komponenten enden oder entspringen.«

Die verschiedenen Funktionsglieder sind in ihrer vollständigsten Ausbildung in der Medulla und den Hirnnerven der Fische vorhanden, und die folgende Definition derselben wird danach gegeben.

A. Zuleitende (sensible) Glieder.

a) Somatisch-sensibles Glied: Reize werden von der äusseren Umgebung empfangen; Reflexe werden ausgelöst (lokomotorische oder andere), welche die Beziehung des Tieres zu seiner Umgebung direkt beeinflussen (modifizieren), (beim Menschen werden gewöhnlich Empfindungen und bewusste Reaktionen ausgelöst).

1. Allgemeines Haut-Unterglied: Die Hirnzentra setzen sich in das dorsale Horn des Rückenmarks fort und sind teilweise als Centren von (2) stark spezialisiert. Die Fasern bilden Komponenten der V, IX und X Wurzeln und gelangen zu ihrer Endausbreitung auf dem Wege verschiedener Zweige der Hirnnerven. Sie innervieren die Haut mit Ausnahme der speziellen Sinnesorgane (freie Nervenendungen).

2. Acustico-laterales Unterglied: Die Hirnzentra waren ursprünglich identisch mit denen von (1), aber bei allen heutigen Wirbeltieren sind sie zum Teil stärker spezialisiert. Die Fasern bilden die post- und präauditorischen Seitenlinienwurzeln und die Wurzeln von VIII. Innervation: spezielle Sinnesorgane in der Haut, die in genetischem Zusammenhange stehen (Gruben- und Kanalorgane, Savi's Bläschen, Lorenzini's Ampullen und die Ampullen des inneren Ohrs).

b) Splanchnisch-sensibles Glied: Reize werden von der Auskleidung des Darmkanals und von speziellen Organen in den Kiemenhöhlen, im Munde, und an der Oberfläche von Kopf und Körper umfassen. Reflexe werden ausgelöst, welche die organischen Thätigkeiten beeinflussen (Ernährung, Atmung, Kreislauf) und gewöhnlich nicht Empfindungen und willkürliche Bewegungen verursachen.

1. Allgemeines splanchnisches Unterglied: Die Hirncentra setzen sich in die Gegend der Clarkeschen Säule des Rückenmarkes fort (zuleitendes sympathisches Centrum); die Fasern bilden die sensiblen VII, IX und X Wurzeln mit Ausschluss der oben erwähnten Komponenten und der unten unter (2) gegebenen. Sie erreichen ihre Endgebiete durch die Visceraläste der Hirnnerven. Innervation: die allgemeinen Schleimhäute. Dieses Unterglied vermittelt bei allen Wirbeltieren nur die unbestimmten »allgemeinen« oder »organischen« Gefühle und löst selten oder niemals unmittelbare Reflexe aus, die gegen die Umgebung gerichtet sind.
2. Endknospen-Unterglied: Das Centrum und die Fasern lassen sich bis jetzt noch nicht von denen von (1) unterscheiden. Innervation: Geschmacksknospen im Munde und Endknospen in den Kiemenhöhlen und auf der Oberfläche von Kopf und Körper. Dieses Unterglied dient besonders der Geschmacksfunktion einschliesslich des Prüfens des Wassers hinsichtlich seiner Tauglichkeit zur Atmung. Reflexbewegungen der Visceral-(Seitenplatten-) Muskulatur werden ausgelöst.

B. Ableitende (motorische, sekretorische) Glieder.

- a) Somatisch-motorisches Glied: Die Hirncentra entsprechen dem Ventralhorn des Rückenmarks; die Fasern bilden die motorischen Nerven III, IV, VI und XII. Innervation: Somatische Muskulatur (die sich aus den Mesoblast-Somiten entwickelt).
- b) Splanchnisch-motorisches Glied: Das Hirncentrum entspricht dem Seitenhorn des Rückenmarks; die Fasern bilden die motorischen Nerven V, VII, IX und X. Innervation: Muskeln der Kiemen-, Zungenbein-, Unterkiefer- und Lippenknorpelbogen (die sich aus den Seitenplatten entwickeln).

So lässt sich das Nervensystem in vier grosse Glieder auflösen, von denen sich im allgemeinen sagen lässt, dass die somatisch-sensiblen und somatisch-motorischen Glieder zusammenwirken bei den äusseren, animalen Thätigkeiten des Organismus, während die splanchnisch-sensiblen und motorischen Glieder die inneren, vegetativen Thätigkeiten regeln. Die somatischen Glieder stehen in Beziehung zu äusseren, spezifischen, lokalisierten, bewussten Empfindungen und zu reflektorischen oder willkürlichen, bewussten Bewegungen gegenüber der äusseren Umgebung; die

splanchnischen Glieder haben Beziehungen zu inneren unbestimmten, schwach lokalisierten Allgemeingefühlen und zu Bewegungen der Eingeweide, die verbunden sind mit den Prozessen der Ernährung, Atmung, etc.»

Referent glaubt, dass die Anerkennung dieser Glieder eine angemessene Basis abgibt für die logische Darstellung des Nervensystems mit Rücksicht auf die Funktion seiner verschiedenen Teile. Dasselbe Schema lässt sich nicht nur auf die niederen Wirbeltiere anwenden, bei denen die verschiedenen Glieder ihre grösste Entwicklung und Differenzierung erreichen, sondern es bietet auch ein höchst bequemes Mittel dar zur vergleichenden Darstellung des Gehirns der höheren Wirbeltiere, bei denen eines oder das andere der primitiven Glieder reduziert ist.

Das Nervensystem des *Amphioxus*.

Keine der früheren Untersuchungen hat eine grössere Ähnlichkeit der Struktur zwischen dem Nervensystem des *Amphioxus* und dem der Chordaten nachgewiesen. Die neuerliche genaue Untersuchung von Heymans und van der Stricht (166) hat das Nervensystem von *Amphioxus* mit dem der höheren Wirbeltiere in Beziehung gesetzt und die Morphologie des primitiven Wirbeltier-Nervensystems viel klarer gemacht. Der Ursprung der Nervenwurzeln ist wichtig für eine Vergleichung mit höheren Formen. Die dorso-laterale Zellenmasse in dem Rückenmarke des *Amphioxus*embryos wird durch ein laterales Faserbündel in dorsale und laterale Hörner geteilt. Jede dorsale Nervenwurzel ist auf diesem Stadium doppelt; (a) ein dorsales Würzelchen, bestehend aus einem Zellenstrang, der verbunden ist mit dem Dorsalhorn und über dem Myotom und unter dem Ectoblast verläuft; (b) ein faseriges Würzelchen, das von dem Lateralhorn kommt, zwischen zwei Myotomen verläuft und sich mit dem dorsalen unter dem Ectoblast vereinigt. Die Zellenanlage des dorsalen Würzelchens ist nicht ganglionar und es lässt sich keine Spur von Dorsalganglien an den Hirn- oder Spinalnerven des *Amphioxus* finden. Die Homologa der Ganglienzellen erscheinen in Embryonen von 5 mm Länge im dorsalen Teile des Rückenmarks. Dieses Verhältnis erhält sich zeitlebens. Die Entwicklung der Dorsalnerven beim *Amphioxus* bleibt auf einem Stadium stehen, das dem der dorsalen unpaaren Ganglienleiste der Selachier entspricht. Die Dorsalnerven verlaufen abwärts zwischen den Primordialsegmenten und dem Ectoderm und entsprechen darin Kupffer's Branchialästen der vorderen Hirnnerven bei *Petromyzon*.

Die beiden eben beschriebenen Wurzeln sind als sensibel (dorsal) und motorisch (lateral) zu betrachten. Die gegenseitige Stellung der

dorsalen und lateralen Wurzeln erhält sich zeitlebens, aber die Veränderung der Form des Rückenmarks lässt die zwei Wurzeln scheinbar von der dorsalen Fläche entspringen. Das letzte caudale Nervenpaar zeigt die primitive Anordnung auch noch beim erwachsenen Tier.

Die Ventralwurzeln erscheinen zugleich mit der ersten Anlage der Dorsalwurzeln und mit den ersten gestreiften Muskelfasern. Die ventralen Wurzelfasern wachsen aus den Zellen im Nervenrohre hervor und dringen in das benachbarte Myotom ein. Muskelfibrillen erscheinen in den Myotomzellen zuerst an dem Ende, wo die Nervenfasern herantreten.

Beim erwachsenen Tiere zeigt die Anordnung der dorsalen und ventralen Nerven an, dass ein Myotom am Kopf- und Schwanzende des Tieres verschwunden ist, dass jede Dorsalwurzel der nächstfolgenden Ventralwurzel entspricht und dass die Dorsalwurzel in dem Myoseptum liegt, das ihrem Segment vorangeht.

Die Ventralwurzel breitet sich fächerförmig aus und versorgt das ganze Myotom, sendet aber niemals Fasern zu mehr als einem Myotom. Die Fasern gehen radial zur Aussenfläche des Myotoms, manchmal sich dichotomisch verzweigend und sind nicht irgendwie zu Bündeln vereinigt. Die motorischen Fasern endigen an den Muskelfasern mit breiten, flachen, konischen (spatelförmigen) Endungen, die von van Wijhe beschrieben worden sind.

Die Dorsalnerven laufen den Myosepten entlang zwischen dem unteren und mittleren Drittel des Myotoms und teilen sich in dorsale und ventrale Äste, ehe sie das Integument erreichen. Die Endverzweigungen desselben Nerven können einen Plexus bilden, aber es bestehen keine Anastomosen zwischen benachbarten Nerven, obwohl die Verzweigungen eines Nerven auf das Innervationsgebiet eines anderen übergreifen können. Sinneszellen kommen im Integument nicht vor, die Nervenfasern endigen zwischen und möglicherweise in den gewöhnlichen Zellen. In der Gegend der Mundhöhle sind die rechten Dorsalnerven ausschliesslich Hautnerven. Die linken Dorsalnerven bilden mit ihren ventralen Ästen den »Plexus von Fusari«, welcher den inneren Lateralmuskel und den Sphincter des Velums, die ganze Schleimhaut, einschliesslich des Velums, der Velumtentakeln und der Gegend an der Basis der Cirri innerviert. Die rechten Dorsalnerven zusammen mit den Hautästen der linken Nerven bilden den äusseren Lateralplexus, welcher den äusseren Lateralmuskel und die Cirri innerviert.

Die Beschreibung der Visceralnerven ist hochinteressant und wichtig. Der achte Dorsalnerv rechts und links (?), der neunte rechts und links und die folgenden Dorsalnerven bis zum 39. Paare entsenden einen grossen

tiefen Ast am unteren Ende des latero-dorsalen Muskels, der zur Kiemenhöhle verläuft. Die 40. und 41. Nerven geben Visceraläste ab, welche zwischen dem latero-dorsalen Muskel und der Abdominalflosse zum Peritonealepithel gehen und sich dann unter rechtem Winkel nach vorn wenden, um in den Plexus des Abdominalporus einzutreten. Die Forscher haben keine Visceraläste weiter caudalwärts gefunden. Mit Ausnahme der zwei letzten teilt sich jeder Visceralnerv in transversale und aufsteigende Äste.

Die Transversaläste verlaufen unter den Gonaden nach der Mittellinie, indem sie Zweige abgeben, die mit denen von vorhergehenden und nachfolgenden Nerven anastomosieren. Auf dem Transversalmuskel und unter dem Peritoneum zerteilen sich die rechten und linken Nerven in »un magnifique réseau«, welches durch feine Anastomosen mit dem der anderen Seite verschmilzt. Dieses Netzwerk erstreckt sich vom Velum bis zum Abdominalporus, den es umgiebt. Es ist unmöglich nachzuweisen, so sagen die Autoren, ob wirklich Anastomosen der Fasern vorkommen, aber es wäre kein Grund für ein solches Netzwerk vorhanden, wenn es nicht Impulse durch Kontinuität oder Kontakt zu übermitteln hätte. Die Lokalisation der Reize im somatischen Gebiete ist ermöglicht durch Nervenendbäumchen und die Abwesenheit von Anastomosen. Das Fehlen des Lokalisationsvermögens im Visceralgebiete und die einheitliche Kontraktion der Eingeweide begünstigen die Vorstellung eines Netzwerks bei den Endungen der Visceralnerven. Das peritoneale Netzwerk innerviert das Peritoneum und den Transversalmuskel. Dies lässt sich leicht da zeigen, wo eine wohl entwickelte Gonade das Peritoneum vom Transversalmuskel wegzieht und das Netzwerk in ein peritoneales und ein Muskelnetzwerk teilt. Das Netzwerk des Abdominalporus besteht aus vier Nerven, zwei vorderen und zwei hinteren. Es innerviert die Schleimhaut des Porus und den Sphincter.

Die aufsteigenden Visceralnerven gehen an der Innenseite der Myotome und der Aussenseite der Gonaden in die Höhe, versorgen die Kiemen und bilden einen Plexus im Ligamentum dentatum. Dieser Plexus bildet aber keinen zusammenhängenden Nerven (Vagus von van Wijhe). Nervenfasern gehen von Kieme zu Kieme entlang den verbindenden Stäbchen. Manchmal geht ein Zweig aufwärts und bildet einen Plexus in der unmittelbaren Nachbarschaft der Chorda. Hinter der Gegend der Kiemen scheinen die aufsteigenden Nerven den Darm, Blutgefäße und vielleicht die seröse Membran der Wand der Kiemenhöhle zu innervieren.

Die Beschreibung des Centralnervensystems beim Amphioxus lässt noch sehr viel zu wünschen übrig. Die folgenden drei Arten Nerven-

zellen werden beschrieben: a) Ganglienzellen. Ausser den Zellen, die von Retzius (264) als Äquivalente der Spinalganglienzellen beschrieben werden, finden sich gewisse Zellen mit bestimmten Charakteren, welche drei dorsale Gruppen bilden, die in der Gegend der zweiten, dritten und vierten Nerven und caudalwärts in den mehr lateralen und ventralen Teilen des Rückenmarks vorhanden sind. Die Zellen entsenden Fortsätze nach den dorsalen Wurzeln und die dorsalen Gruppen werden von den Autoren als Äquivalente der unpaaren Ganglienleiste der Selachier betrachtet. b) Pigmentzellen. Diese werden teilweise von den Ganglienzellen durch Ablagerung von Pigment gebildet und teilweise von Neurogliazellen. c) Zellen mit fibrillärer Struktur oder eigentliche Centralzellen. Zu diesen gehören die Riesenzellen von Rohde, welche nach diesen Autoren die motorischen Fasern der Dorsalwurzeln entstehen lassen.

Zellen von Mittelgrösse sind wahrscheinlich motorische Zellen der ventralen Wurzeln. Die Verbindungen und Funktionen der zahlreichen kleinen hyalinen Nervenzellen, welche die grosse Masse des Rückenmarkes ausmachen, sind noch nicht aufgeklärt.

Golgi-Präparate zeigen, dass jede Dorsalwurzelfaser sich beim Eintritt in das Mark in mehrere Zweige teilt, von denen einer direkt zu einer Nervenzelle geht, welche längs der Raphe des Ependyms liegt. Die anderen Zweige verlaufen in allen Richtungen »pour se mettre ainsi en rapport avec d'autres fibres longitudinales et commissurales«. Die Ventralwurzelfasern lassen sich nicht imprägniren und ihr centraler Verlauf und ihre Ursprungszellen bleiben zweifelhaft. Nichts am Vorderende des Markes deutet auf eine Sehfunktion des Augenflecks. Es lässt sich in dieser Gegend keine Anhäufung von Faserbündeln noch sonst etwas finden, das auf eine Gehirnfunktion deutete.

Cyclostomen, Fische und Amphibien.

Körperregion.

Die Verhältnisse des Rückenmarks und der Nerven lassen sich folgendermassen darstellen. Die Dorsalwurzeln enthalten sensible Fasern für die Haut (somatisch-sensible), welche in den Dorsalbündeln des Rückenmarks verlaufen und ihre Endzweige an das Dorsalhorn geben: sensible Fasern für die allgemeinen Oberflächen der Eingeweide (visceral-sensible), welche in der Gegend der Clarkeschen Säulen im Rückenmark enden, und motorische oder ableitende Fasern, die im Lateralhorn,

dem Paracentralkern oder in der Zwischenzone entspringen und zu den sympathischen Ganglien gehen. Die ventralen Wurzeln enthalten somatisch-motorische Fasern vom Ventralhorn zu den Skelettmuskeln und viscereale ableitende Fasern vom lateralen Horn zu den sympathischen Ganglien. Die graue Substanz des Markes ist in vier Säulen gesondert: ein Dorsalhorn oder somatisch-sensible Masse, Region der Clarkeschen Säule oder splanchnisch-sensible Masse, ein Ventralhorn, somatisch-motorisch, und die Region des Lateralhorns, splanchnisch-motorisch. Ausser diesen Säulen enthält das Mark eine Menge Zellen, die sich alle als Commissural- und Tractus-Zellen ansehen lassen und deren Funktion in der Bildung von Commissuren und Verbindungen besteht.

Übergang vom Körper zum Kopf.

Der Übergang vom Rückenmarke zum Gehirn kennzeichnet sich durch ein Anschwellen, das hauptsächlich durch eine Vergrösserung der sensiblen Säulen bedingt wird, entsprechend der grösseren Anzahl specieller Sinnesorgane im Kopfe. Eine andere Folge der Vergrösserung der sensiblen Säulen und ebenso der Verbreiterung des Ventrikels ist eine Verlegung von dreien der Säulen, sodass die somatisch-sensible weiter lateralwärts zu liegen kommt mit Bezug auf die splanchnisch-sensible und die splanchnisch-motorische weiter lateralwärts mit Bezug auf die somatisch-motorische. Hauptgegenstände des Interesses in dieser Übergangsregion sind die Geschichte und die Beziehungen der spino-occipitalen Nerven. Die sorgfältigste und umfassendste Darstellung dieser verdanken wir der Arbeit Fürbringers (120). Diese Nerven werden vom Autor folgendermassen definiert: »Die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen repräsentieren eine Anzahl von ventralen Nervenwurzeln, welche sich nach Ursprung, Verlauf und peripherischer Verbreitung ganz wie die ventralen Wurzeln der Spinalnerven verhalten, auch mit diesen innige Plexusbildungen eingehen, aber im Bereich des Gehirns central von dem Nervus vagus entstehen und durch die Wand der Occipitalregion des Schädels austreten. Auch eine dorsale Wurzel kann sich ihnen zugesellen, die gleichfalls mit den dorsalen Wurzeln der Dorsalnerven übereinstimmt.«

Diese Nerven sind zuerst von Stannius beschrieben worden als Begleiter des Vagus, dem sie aber wahrscheinlich nicht zuzuzählen seien. Sie wurden sorgfältig untersucht von Gegenbaur in einer Anzahl Arbeiten von 1871 bis 1887. Für die Besprechung dieser und einer langen Liste anderer Arbeiten, in denen diese Nerven behandelt worden sind, wird der Leser auf die Monographie von Fürbringer verwiesen.

Fürbringers eigene Untersuchungen erstrecken sich über alle Klassen der Wirbeltiere und wegen des grossen Umfanges seines Werkes und der ungeheueren Masse von Thatsachen über die centrale und peripherische Struktur der Nerven und über die Muskulatur und Skelettstrukturen, die zu ihnen in Beziehung stehen, ist es unmöglich, in unserer Übersicht mehr als eine Andeutung seiner allgemeinsten Resultate zu geben. Die folgende Tabelle, die aus verschiedenen Tabellen, welche der Autor giebt, zusammengestellt und zusammengezogen ist, zeigt die wichtigsten Thatsachen hinsichtlich des Vorkommens dieser Nerven, ihrer ontogenetischen Reduktion, ihres Beitrags zum Cervicalplexus und ihrer Muskelinnervationen. In der Tabelle stehen die Buchstaben V, W, X, Y, Z für Spino-occipital-Nerven; A, B etc. für die occipito-spinalen, und die Zahlen 1, 2, 3, 4, 5, 6 für die freien Spinalnerven. Eckige Klammern zeigen Nerven an, die im Embryo vorhanden sind und während der Ontogenese verschwinden. Der Buchstabe *v* bedeutet die ventrale, *d* die dorsale Wurzel.

		Nerven	Plexus cervicalis	Muskulatur
1	Notidaniden	Vv, Wv, Xv, Yv, Zvd, 1vd, 2vd, 3vd, 4vd, 5vd, 6vd	V, W, X, Y Z, 1, 2, 3	M. subspinalis, epi- und hypobranchiale Muskeln.
2	Meiste Rochen	Zv, 1v, 2v, 3vd, 4vd, 5vd, 6vd	1, 2, 3, — 12	Epibranchiale und hypo- branchiale Muskeln.
3	Holocephalen	[Xvd], Yv, Zv, Av, Bv, Cv, 4vd, 5vd, 6vd	Y, Z, A, B	Desgl.
4	Acipenser	[Vv, Wv, Xvd], Yv, Zv, Avd, Bvd, Cvd, Dvd, 5vd, 6vd	Y, Z	Hypobranchiale Muskeln.
5	Amia	Zv, Av, Bvd, Cvd, 4vd, 5vd, 6vd	(Z), A, B, C	Desgl.
6	Meiste Physostomen	Bv(d), Cvd, 4vd, 5vd, 6vd	B, (C)	Mm. coraco-branchiales 5, coraco-hyoideus.
7	Ceratodus, Protopterus	Yv, Zv, Avd, Bvd, 3vd, 4vd, 5vd, 6vd	(X), Y, Z	Hypobranchiale Muskeln sehr reduzierten.
8	Gymnophionen, Urodelen, aglosse Anuren	[Yv?, Zv?] 1v[d], 2vd, 3vd, 4vd, 5vd, 6vd	1, 2, (3)	Modifizierten hypobran- chiale Muskeln.
9	Meiste Reptilien	[Xv?, Yv, Zv], Av, Bv, Cv, 4vd, 5vd, 6vd	(A), B, C, 4	Hoch differzierte hypo- branchiale Muskeln.
10	Meiste Vögel	Bv, Cv, 4vd, 5vd, 6vd		
11	Zahlreiche Säugetiere inkl. Homo	[Xvd?, Yvd?, Zvd?], Av[d?], Bv, Cv, 4vd, 5vd, 6vd	XII, 4, 5, 6	Ventrale Längsmuskulatur verwandt mit den hypo- branchialen spinalen Muskeln der Sauropsiden und Amphibien.

Die spino-occipitalen Nerven sind charakterisiert durch ihre un-gemeine Veränderlichkeit, durch ihre Abnahme in der Grösse kopfwärts und gewöhnlich auch durch die Abwesenheit der dorsalen Wurzeln, welche jedoch im Embryo vorhanden sind. •Die Veränderlichkeit in der Grösse und Zahl der Nerven und ihre Beziehung zum Schädel erklärt der Forscher durch eine Vorwärtsverschiebung von Spinalelementen und Myomeren dadurch, dass verschiedene Wirbel in den Schädel aufgenommen wurden. (Neo-Cranium, Gegenbaur.)

Die Abwesenheit der dorsalen Nerven wird erklärt durch die Vorwärtsverschiebung der Elemente, die durch die Spinalnerven innerviert werden, zusammen mit der grossen Entwicklung der Rr. laterales und spezieller Hautäste der Hirnnerven (V—X). Bei höheren Wirbeltieren breiten sich die Zweige des Trigeminus und der freien Spinalnerven in diesem Gebiete aus und verhindern eine grosse Entwicklung der dorsalen Wurzeln. In jeder Wirbeltierklasse haben die niederen Glieder mehr, die höheren weniger Spino-occipital-Nerven und es besteht eine Korrelation zwischen dem Verschwinden der Nerven und der Muskeln, welche sie innervieren. Die Reduktion der weiter cephalisch gelegenen Nerven wird ausgeglichen durch die Vorwärtsverschiebung und Assimilation neuer Spinalnerven. Diese Assimilation verändert den Nerven nur in seiner Beziehung zum Schädel. Die Assimilation der Wirbel ist dem Verschwinden der Muskeln, welche sie bewegen, zuzuschreiben. Occipitale, occipito-spinal und spinale Nerven sind ähnlich und homodynam und unterscheiden sich nur in der Art der Assimilation ihrer entsprechenden Skelettelemente. Die occipitalen sind bereits bei den primitiven Selachiern assimiliert (primäre Assimilation, protometamerisches Cranium); der Vorgang der Assimilation der occipito-spinalen zeigt sich bei den höheren Selachiern und allen höheren Wirbeltieren mit Ausnahme der Amphibien (secundäre Assimilation, auximetamerisches Cranium). Die Spinalnerven haben persistierende freie Wirbel. Ein auffallender Unterschied besteht zwischen den cranialen Nerven des Palaeocranium und den spino-occipitalen und spinalen Nerven. Der Vago-accessorius ist der am meisten caudal gelegene Nerv des Craniums. Im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung hat sich eine Vorwärtsverschiebung, sowohl central wie peripherisch, eingestellt. Die spinale Muskulatur mit den Endungen der spinalen Nerven wurde in der Gegend der Kiemen weit vorwärts gerückt und gleichzeitig wurden die Nervencentren in Bezug auf das Hirn nach vorn verschoben. Das wird klar bewiesen durch die Thatsache, dass der Nerv *v* bei den Notidanidae und der Nerv *a* oder *b* bei dem Menschen und den Wirbeltieren central dieselbe Lage

mit Bezug auf den Vagus hat. An diesem Vorwärtswandern hat sich der Vago-accessorius nicht beteiligt, weil die Organe, die er innerviert, nicht reduziert worden sind. Folglich haben die Spinalnervenzurheln bei ihrer Wanderung nach vorn die Wurzeln des Vago-accessorius gekreuzt. Sein Kern erstreckt sich nach rückwärts zwischen die Centra der Spinalnerven. Ursprünglich folgten die Spinalnerven und Centra auf den Vago-accessorius; sie sind nach vorn gewandert wegen des Verschwindens peripherer Organe und der rostral von ihnen gelegenen centralen Kerne. Diese Betrachtungen führen Fürbringer zu dem Schlusse, dass die palaeocranen Nerven, einschliesslich des Vago-accessorius scharf von den Spinalnerven unterschieden werden müssen, und zu dem Satze, dass alle Organe, die von diesen palaeocranen Nerven innerviert werden, als vom Primordialkopf abgeleitet betrachtet werden müssen, ohne Rücksicht darauf, wie weit sie sich in den Rumpf hinein erstrecken.

Bei den Cyclostomen sind an den occipitalen Nerven dorsale und ventrale Wurzeln vorhanden. Petromyzon hat deren zwei (U, T) und die Myxiniden haben vier (U, T, S, R) mehr, als bei den Selachiern vorhanden sind. Bei Bdellostoma liegt das erste Paar Occipitalnerven vor dem Vagus. Fürbringer glaubt nicht, dass diese zu ihrer Stelle gewandert sind, sondern dass sie Spuren sind, die auf ein Vorhandensein spinalähnlicher Nerven im Primordialkopf hinweisen.

Braus (34) findet in der Ontogenese von Selachiern sieben oder acht metotische Segmente, die ihrem Baue nach völlig mit den Rumpfsegmenten übereinstimmen. Sie verschwinden nach und nach von vorn nach hinten. Bei den Spinacidae und Scylliidae erscheint die Anlage des Craniums so spät, dass alle metotischen Segmente mit eingeschlossen sind und der erste Rumpfnerv bleibt ein solcher während der Ontogenese. Bei den Carcharidae und Raiidae bringt die Wanderung einen oder mehrere Rumpfnerven in das Cranium, sodass der Nerv, der auf verschiedenen Entwicklungsstufen zwischen dem Cranium und der Wirbelsäule gefunden wird, nicht derselbe ist.

Allis (8) stimmt mit Fürbringer hinsichtlich der Benennung der Spino-occipital-Nerven bei Teleostiern nicht überein. Er zeigt, dass die beiden ersten freien Wirbel bei Teleostiern (Scomber) und bei Amia durch zwei unvollständig assimilierte Occipitalbögen vertreten sind. Der Nerv, der bei Scomber durch den ersten freien Wirbel hinter dem Myoseptum geht und das fünfte Muskelsegment innerviert, muss homolog sein mit dem, der bei Amia hinter dem ersten Occipitalbogen durchgeht und das fünfte Muskelsegment innerviert. Dieser Nerv wird bei

Amia von Fürbringer mit *c* bezeichnet und vor ihm liegen drei Nerven, die mit *b*, *a* und *z* bezeichnet werden. Bei Scomber wäre nach demselben Schema der Nerv, der das fünfte Muskelsegment innerviert, zu benennen 3, weil es ein freier Nerv ist. Vor diesem sind bei Scomber drei Nerven vorhanden, die den Schädel durch zwei bis fünf Foramina verlassen. Diese Nerven müssen also *b*, *a* und *z* der Fürbringerschen Benennung sein. Bei Menidia findet Herrick (153) zwei Nerven vor dem ersten freien Spinalnerv, deren erster der grösste ist und alle motorischen Fasern für den Ramus cervicalis liefert. Cole (72) beschreibt bei Pleuronectes einen ersten Spinalnerven mit zwei dorsalen und drei ventralen Wurzeln, die ein intracraniales und ein extracraniales Ganglion tragen und den Schädel durch das Occiput verlassen. Ein Teil von jeder der ventralen Wurzeln tritt zusammen mit einem Ast vom zweiten Spinalnerven in die Bildung des Cervicalplexus oder sogenannten Hypoglossus ein. Er betrachtet den ersten spinalen Nerven als aus wenigstens zwei Nerven zusammengesetzt und bezeichnet diese nach Fürbringer's Nomenclatur als *b* und *c*. Möglicherweise entspricht der erste grössere Nerv bei Menidia zwei Nerven, die ventralen Wurzeln bei Pleuronectes dreien und ist daher die Darstellung von Allis, wenigstens für eine grosse Anzahl Teleostier, korrekt.

Für Petromyzon beschreibt v. Kupffer (333) die Innervation der ventralen Muskulatur durch den Vagus, indem er die Muskulatur für dermalen Ursprunges hält und nicht für homolog mit der Hypoglossus-Muskulatur der höheren Wirbeltiere. Neal (234) weist dagegen aus der Entwicklungsgeschichte nach, dass diese Muskulatur homolog ist mit der der höheren Wirbeltiere und deutet den R. recurrens vagi als homolog mit dem Hypoglossus. Fürbringer zeigt, dass dieser Nerv ganz von den ventralen Spinalnerven abgeleitet ist und keine Fasern vom Vagus empfängt. Seine Wurzeln gehören daher in die Gruppe der Spino-occipital-Nerven. Alcock (4) bestätigt Fürbringer's Resultate.

Bevor wir diesen Gegenstand verlassen, muss noch hervorgehoben werden, dass Fürbringer in seiner ganzen Bearbeitung der cranialen und spinalen Nerven die zusammengesetzte Natur der sensiblen Wurzeln ausser Betracht lässt. Das zeigt sich besonders in Sätzen, wie: »Bei den typischen Cerebralnerven (Trigeminus, Acustico-Facialis, Glosso-pharyngeus, Vagus) verhalten sich die sensiblen Wurzeln ähnlich wie bei den Spinalnerven. Hinsichtlich der (ganz allgemeinen) Homologie der sensiblen Wurzeln der Cerebral- und Spinalnerven bestehen kaum Kontroversen; sehr geteilt sind dagegen die Auffassungen

bezüglich der motorischen Wurzeln.« Der Autor wirft also die Fasern zusammen, welche innervieren: 1. die allgemeine Hautoberfläche, 2. die Seitenlinienorgane, 3. das Ohr, 4. die Endknospen, 5. die allgemeine Oberfläche der Eingeweide und erklärt, dass kaum eine Meinungsverschiedenheit besteht hinsichtlich ihrer Homologie mit den sensiblen spinalen Wurzeln. Thatsächlich ist jede mit Ausnahme der ersten von einem oder dem andern Autor als der Kopfregion eigentümlich erklärt worden. Das richtige Verständnis der sensiblen Wurzeln muss in engem Bezüge stehen zu den Fragen nach dem Metamerismus und dem Vergleiche von cranialen und spinalen Nerven. Besonders wird die Deutung der eingestreuten Wurzeln zwischen dem Vagus und dem freien Spinalnerven abhängen von einer ausführlichen Darstellung des Schicksals der verschiedenen Componenten in der Gegend, wo die Verschiebung stattgefunden hat.

Es ist durchaus nicht sicher, dass ein so scharfer Unterschied zwischen dem palaeocranialen und spinalen Nerven besteht, als Fürbringer annimmt. Der ununterbrochene Zusammenhang der vier Säulen im Hirn und Mark spricht sehr gegen eine solche Annahme. Ein weiterer Beweis lässt sich aus der Zusammensetzung der Nerven des Amphioxus erbringen. Hier werden die splanchnisch sensiblen und motorischen Componenten mit den somatisch sensiblen gruppiert und haben entsprechende Segmentation. Unter der Annahme, dass die somatisch-motorischen Componenten dieselbe Segmentation wie die andern drei haben, und jede ventrale Wurzel ein halbes Segment caudal zu seiner dorsalen und lateralen Wurzel liegt, bilden die cranialen und spinalen Nerven bei primitiven Wirbeltieren eine einfache homodynamische Reihe. Diese Reihe ist bei allen Cranioten modifiziert worden, erstens durch den vollständigen Verlust einer Anzahl somatisch-motorischer Segmente am rostralen Ende und zweitens durch die Reduktion oder Vergrößerung einer oder der anderen der Hauptabteilungen des Nervensystems, Modifikationen in den peripheren Organen in der Kiemenregion entsprechend. Endlich ist es nicht sicher, dass eine so grosse Verschiebung der Teile, besonders im centralen Nervensystem, stattgefunden hat, wie Fürbringer annimmt, oder dass diese Verschiebung der einzige Faktor war bei der Gestaltung der gegenwärtigen Verhältnisse. Irgend eine Darstellung der spino-occipitalen Nerven, welche die sensiblen Abteilungen ausser Betracht lässt, ist ungenügend und eine genaue Kenntnis dieser Region wird eine sorgfältige Untersuchung der Geschichte und des Schicksals der verschiedenen Nervencomponenten und ihrer zugehörigen Centalkerne erfordern.

Region der typischen Hirnnerven.

A. Somatisch sensibles Glied.

a) Allgemeines Hautunterglied.

Stannius (300) unterscheidet bei Fischen eine Wurzel von mäfsig groben Fasern, die vom »Lobus medullae oblongatae sive Lobus posterior« entspringt (von dem auch die Wurzeln zu dem Kanalsystem des Kopfes und Rumpfes entspringen), und welche die Haut des Kopfes durch die Rr. ophthalmicus, maxillaris super- und inferior, buccalis und hyomandibularis versorgt. Beim Verfolgen der Wurzel in die Medulla findet er, dass ihre Bündel »in verschiedener Höhe enden«.

Mayser (219) beschreibt den Tractus trigemino-spinalis bei Teleostiern als die Fortsetzung der dorsalen Tracte des Markes und sein Ende in der Substanz von Rolando. Der Tractus ist etwas mit den sekundären Vagusbündeln vermischt. Irrtümlicherweise betrachtet er den Lobus vagi ebenfalls als eine Fortsetzung der Substanz von Rolando und nennt die Wurzel, welche in ihr rostrales Ende eintritt, »trigeminus geniculatus dorsalis«. Diese zusammen mit dem Tractus trigemino-spinalis ist homolog der aufsteigenden Trigeminus-Wurzel der höheren Wirbeltiere. Der »V. gen. dors.« ist jetzt als die Fasciculus-communis-Wurzel des Facialis bekannt. Der Tractus trigemino-spinalis wird von anderen älteren Forschern beschrieben bei Petromyzon (1), Acipenser (135), Selachiern (334) und Teleostiern (330). Goronowitsch (135) beschreibt bei Acipenser vier Äste des Trigeminus: ophthalmicus, profundus, maxillaris superior und maxillaris inferior. Er beschreibt keinen allgemeinen Hautast für den Unterkiefer. Es ist wahrscheinlich, dass er diesen Bestandteil übersehen hat, welcher unzweifelhaft in seinem R. mandibularis verläuft. Aus diesem und anderen Gründen ist klar, dass seine Trigeminusäste falsch benannt sind. Sein »maxillaris inf.« ist der maxillaris sup. oder maxillaris der späteren Autoren, sein »maxillaris sup.« ist der profundus, sein »ophthalmicus profundus« ist der ophthalmicus superficialis V, und sein »ophthalmicus« ist der ophthalmicus superficialis VII.

Ewart (105, 106, 107) erwähnt einen dorsalen allgemeinen Hautast des Glossopharyngeus, beschreibt richtig (107) die allgemeinen Hautäste des Trigeminus bei Selachiern und weist nach, dass sie keine speziellen Sinnesorgane innervieren. Er schlägt vor, zwei Gruppen Fasern im typischen Dorsalaste zu unterscheiden: somatisch-sensible Fasern und spezielle somatisch-sensible oder suprabranchiale Fasern. Allis (5)

weist auch darauf hin, dass der Trigeminus keine Beziehung zu den Seitenkanälen hat, obwohl alle seine Hauptäste Endknospen bei *Amia* versorgen. Pollard (250) behauptet, dass die Nerven des *Polypterus* denen der Urodelen (250, 322) ganz ähnlich sind. Van Gehuchten (131) beschreibt die Bildung von unipolaren Zellen im Ganglion Gasseri, er beschreibt und zeichnet ferner Fasern, die wahrscheinlich zum allgemeinen Hautcomponenten des Vagus gehören, wie sie sich caudalwärts wenden und Collaterale zu einem benachbarten Kern abgeben.

Allis (6) schildert bei *Amia* eine sensible Wurzel von »Fasern, welche sich ausbreiten und sich rückwärts im Gehirn parallel zur Oberfläche des Gehirns, beinahe bis zum Niveau des Facialisursprungs erstrecken«. Nachdem diese Fasern in den rostralen Teil des V. bis VII. Ganglionkomplexes eingetreten sind, »verschwinden sie allmählich mit der Annäherung an den Truncus maxillaris« (p. 594). Seine Beschreibung der Äste des Trigeminus zeigt, dass sie sich auf dieselben Gebiete bei *Amia* verteilen, wie bei anderen Fischen und Amphibien, und es ist nur natürlich, anzunehmen, dass sie die Haut mit Ausschluss der speziellen Sinnesorgane innervieren. Allis findet jedoch, dass gewisse dieser Äste Endknospen versorgen, und in Übereinstimmung damit behauptet er, dass diese Äste abgeleitet sind »von dem Teil des Ganglions, das sich bildet auf oder in Verbindung mit der Fasciculus-communis-Wurzel. Von diesem selben Teil des Ganglions entspringt ebenfalls der Ramus palatinus facialis etc. Hiernach scheint es, dass Allis die allgemeinen Hautfasern nicht in die Äste hineinverfolgt hat, welche bei allen andern Wirbeltieren charakteristische allgemeine Hautäste sind, sondern sie im Ganglienkomplex verloren hat. Er beschreibt keine allgemeinen Hautcomponenten im Glossopharyngeus oder Vagus. *Amia* besitzt einen R. ophthalmicus superficialis V ebenso wie einen R. ophthalmicus profundus.

Cole (65, 66, 67, 68) hat die Kenntnis dieses Componenten auf *Chimaera* ausgedehnt und, weniger genügend, auf *Gadus*. Er zeigt, dass bei *Chimaera* die sensible Trigeminuswurzel »natürlich keine Verbindung mit dem sogenannten Trigeminus-Lobus hat«. Ihre Äste verteilen sich auf die Haut wie bei anderen Fischen, ausgenommen, dass zwei supraorbitale Kanalorgane von einem kleinen Ast vom R. ophthalmicus profundus innerviert werden. Die Rami ophthalmici superficiales V und VII sind gewöhnlich deutlich bei *Chimaera*. Kürzlich (48) ist gezeigt worden, dass die Fasern vom profundus zu den Seitenlinien-Organen vom ophthalmicus superficialis VII stammen und im profundus nur auf eine kurze Strecke verlaufen.

Herrick (153, 155, 156, 157), der die Methode von Strong befolgt und hauptsächlich mit der Weigertschen Technik arbeitet, giebt eine erschöpfende Beschreibung der cranialen Nerven von Menidia und des V.—VII. Komplexes bei Gadus und Ameiurus. Bei Menidia finden sich allgemeine Hautfasern im Vagus, die die dorsale Oberfläche des Kopfes und einen Teil des Operculums versorgen. Die sensible Trigeminiwurzel hat zwei zentrale Bündel, eine bildet den spinalen V. Tractus, die andere einen tiefen Tractus, der im »Haupttrigeminus-Kern« endet. Dieselben Beziehungen in den zentralen Teilen bestehen bei Gadus, während bei Ameiurus der Kern für den allgemeinen Hautnerv (»general cutaneous nucleus«) den spinalen V. Tractus an seiner Innenfläche begleitet und der Tractus Zweige an den Kern auf seinem ganzen Verlaufe abgiebt. In dieser Weise verlässt der allgemeine Hautcomponent des Vagus bald den spinalen V. Tractus und tritt in den Kern ein. Bei allen drei Formen verbreitet sich der allgemeine Hautcomponent in der Kopfhaut auf der Bahn der Rr. ophthalmicus superficialis V, maxillaris, mandibularis und hyomandibularis. Bei Menidia und Gadus ist der R. ophthalmicus V zusammengruppiert mit dem R. ophthalmicus VII, bei Ameiurus getrennt. Der R. ophthalmicus bei Ameiurus wird von Workmann (328) beschrieben. Juge (186) hat die cranialen Nerven von Silurus glanis beschrieben, aber er scheint die verschiedenen Wurzeln nicht klar analysiert zu haben. Er beschreibt die gewöhnlichen Äste, aber es ist nicht immer klar, welche Componenten in jeden eintreten. Die allgemeinen Hautcomponenten bei Pleuronectes (72) verlaufen in den R. ophthalmicus superficialis V, maxillaris, mandibularis, hyoideus, opercularis vagi und cutaneus dorsalis vagi. Über den R. ophthalmicus profundus sagen die Autoren: »Die meisten Profundusfasern proximal zum Ciliarganglion scheiden aus als R. ciliaris longus, aber einige wenige begleiten den Sympathicus zum Ciliarganglion als seine Radix longa. Der R. ciliaris longus verlässt den Augenmuskelkanal vorn und begleitet den rechten Rectus superior zum Auge, in welches er von oben eintritt. Ein echter R. ophthalmicus profundus ist daher bei der Scholle nicht vorhanden.«

Die Beschreibung der cranialen Nerven der Amphibien durch Fischer (109) ist von verschiedenen Autoren erweitert worden, aber die erste vollständige Analyse und eingehend Beschreibung verdanken wir Strong (302, 303, 304). Seine Untersuchungen sind hauptsächlich an Schnitten durch die Kaulquappe mit der Golgi'schen Methode gemacht. Der Hauptbeitrag, den Strong geliefert hat, besteht in der Methode, den centralen Ursprung, den Verlauf und die Verstellung

aller cranialen Nerven bei einer Species mit einer Sorgfalt zu studieren wie sie die Untersuchungen keines anderen Forschers seit Stannius ausgezeichnet hatte, und in der rationellen Analyse und Deutung, welche diese Methode ermöglichte. Die Fasern, welche ein gemeinsames Centrum im Hirn haben und sich nach derselben Art peripherer Organe verbreiten, werden als zu einem Nervencomponenten gehörig betrachtet, gleichgültig ob sie in eine Wurzel gruppiert sind oder in verschiedenen Wurzeln und Ästen verlaufen. So machen alle Fasern, die nach der Haut verlaufen, ohne zu speziellen Endorganen zu gehen, den allgemeinen Hautcomponenten aus. Central ist »die Masse dieses Componenten abgeleitet vom aufsteigenden Trigeminostract, welcher eine Fortsetzung der dorsalen Säulen des Markes ist«. Die Fasern entspringen aus den Zellen des Ganglion Gasseri und des proximalen Teils der IX.—X. Ganglienmasse und treten in die Medulla ein mit präauditorischen (dorsaler Trigeninus) und postauditorischen Wurzeln (Teil des IX. und X.), um den sogenannten aufsteigenden Trigeminostract zu bilden. Die Fasern der präauditorischen Wurzel verteilen sich an die Orbita, die dorsale Oberfläche der Schnauze (R. ophthalmicus V), die Infraorbitalregion (R. maxillaris V), die Seiten des Kopfes und des Unterkiefers (R. mandibularis V). Die postauditorische Wurzel versorgt die Haut über der auditorischen Kapsel (R. auricularis vagi), die Haut in der Kiemengegend (Rami cutanei branchiales) und die ventro-lateralen Seiten des Kopfes und Körpers (via R. communicans ad facialem, R. hyomandibularis, R. mandibularis externus). Strong zeigt, dass die aufsteigende Trigeninuszurzel sehr konstant ist in der Wirbeltierreihe, dank dem Umstande, dass sie die Haut mit Ausschluss spezieller Sinnesorgane versorgt, während die Teile der Medulla, die zu diesen speziellen Organen in Beziehung stehen, verschieden entwickelt sind, je nachdem die Sinnesorgane mehr oder weniger entwickelt sind oder ganz fehlen. Er sagt: »Hinsichtlich der Natur dieses Componenten kann, denke ich, keine Frage sein, dass er den dorsalen Spinalwurzeln ähnlich (homodynam) ist, wenn innerer Ursprung, Charakter der Fasern und Verteilung irgendwie gewichtige Kriterien sind. Daraus folgt, dass der sensible Trigeninus grossenteils den dorsalen Spinalwurzeln äquivalent ist, minus vielleicht ihren splanchnischen Fasern.« Derselbe Component ist auch in der Glossopharyngeus-Vagus-Gruppe repräsentiert und der Forscher schliesst, dass dies bei allen Wirbeltieren der Fall sein wird.

Pinkus (245) erörtert die Beziehung des Trigeninus zum Seitenliniennerv VII und verfolgt die Umwandlung ihrer Äste von den Wasser- zu den Landamphibien und er weist in Übereinstimmung mit Strong

nach, dass die eigentlichen Äste zum Trigeminus keine wesentliche Modifikation erleiden, während die Äste des VII. ihre Seitenliniencomponenten verlieren. Die Verteilung der Trigeminusäste bei *Protopterus* (Rr. ophthalmicus superficialis, profundus, maxillaris superior und inferior) zeigt, dass dieser Component für die Haut des Kopfes ohne spezielle Endorgane bestimmt ist. Der Forscher hat keinen allgemeinen Hautcomponenten im Glossopharyngeus und Vagus gefunden, obwohl er bemerkt, dass solche Äste bei Anuren nach Fischer bestehen. Burckhardt (39) hat gezeigt, dass der Vagus bei *Protopterus* ein Würzelchen vom spinalen V. Tractus empfängt.

Bei Siren (322) hat der Trigeminus vier Äste: ophthalmicus, superficialis und profundus, maxillaris, mandibularis, welche allgemeine Hautfasern an den Kopf verteilen. Eine Anastomose des profundus und maxillaris bildet den R. nasalis internus, der mit dem R. palatinus VII anastomosiert. Derselbe Forscher schliesst (323), dass der ophthalmicus profundus ursprünglich ein besonderer Nerv ist, der allmählich enger und enger mit dem Trigeminus verschmilzt, bis er bei den Amnioten den ophthalmicus superficialis V vollständig absorbiert hat. Strong (302) bemerkt hierzu, dass die Absorption bereits bei den Urodelen eingetreten ist, da der sogenannte ophthalmicus superficialis V von v. Plessen und Rabinovicz (250) in Wahrheit der ophthalmicus superficialis VII ist. Bei Pipa (12) anastomosiert der R. nasalis mit dem palatinus nahe am vorderen Rande der Orbita: Ophthalmische, maxillare und mandibulare Äste werden beschrieben unter den Namen: frontalis, supra-maxillaris superior und mandibularis. Bei *Cryptobranchus* sind (220) die Rr. profundus, maxillaris und mandibularis vorhanden. Die ersten beiden anastomosieren und bilden den R. nasalis und jeder anastomosiert mit dem palatinus VII. Ein kleiner allgemeiner Hautcomponent ist vorhanden im R. hyomandibularis. Kingsley (190) verbessert die Behauptung von Plessen's und Rabinovicz, dass der maxillaris mit dem palatinus VII anastomosiert. Die Anastomose wird gebildet vom nasalis dieser Forscher oder dem profundus anderer Autoren. Der maxillaris enthält Componenten für die Seitenlinien. Bei *Spelerpes* (31) ist die hier behandelte Anastomose ebenfalls durch den profundus gebildet. Allgemeine Hautcomponenten sind bei beiden, IX und X, gefunden. Coghill (63) zeigt, dass bei *Amblystoma* zwei Anastomosen mit dem palatinus vom profundus gebildet werden und dass das Hautgebiet, welches bei *Rana* vom maxillaris innerviert wird, bei *Amblystoma* vom profundus innerviert ist. Auf Grund dieser Thatsachen schliesst er, dass der maxillaris als solcher nicht vorhanden ist, sondern durch

den profundus repräsentiert wird. Der R. communicans IX—VII empfängt (64) Fasciculus-communis-Fasern vom Glossopharyngeus-Ganglion und allgemeine Hautfasern von dem Teil des Vagusganglion, der für den allgemeinen Hautsinn bestimmt ist. Die allgemeinen Hautfasern werden an die Haut verteilt auf der Bahn des R. jugularis. Dies steht im Gegensatz zu Drüner's Darstellung (91), der diese Anastomose als grösstenteils oder ganz motorisch betrachtet. Drüner behauptet, dass ein kleiner Teil des R. ophthalmicus VII im erwachsenen Salamander persistiert. Er analysiert diesen Ast nicht auf seine Bestandteile, aber wenn, wie Coghill angiebt (64), der Nerv ganz und gar ein Seitenlinien-Nerv ist, müssen einige der Lateralorgane im erwachsenen Tiere bestehen bleiben. Andernfalls könnten wir hier entweder einen kleinen ophthalmicus superficialis V oder einen Componenten des Fasciculus communis vor uns haben. Es ist jedoch klar, dass der ophthalmicus superficialis V unwichtig ist, wenn er bei den Urodelen nicht ganz fehlt, und dass eine starke Tendenz besteht, die allgemeinen Hautnerven für den vorderen Teil des Kopfes in einen einzigen Stamm zu vereinigen.

Hier mögen noch gewisse rudimentäre oder embryonale Nerven erwähnt werden, welche in Verbindung mit den vorderen Teilen des Gehirns beschrieben worden sind. Platt (247) beschreibt einen Nerven bei Embryonen von *Acanthias*, der von der Ganglienleiste vor dem Mittelhirn entspringt, sich hinter dem Auge hinabsenkt und auf die Ganglienkeite in der Nähe des Ciliarganglions trifft. Später entspringt der Nerv von der Einsenkung zwischen dem Zwischen- und Mittelhirn und verliert sich im Mesoderm über dem Auge. Er ist N. thalamicus genannt.

Pinkus (245, 246) hat einen »neuen Nerven« beschrieben, der vom Hirn in der Gegend des Recessus praeopticus entspringt und zur dorsalen Wand des Nasalsacks verläuft. Ein ähnlicher Nerv ist von Allis (6) bei *Amia* gefunden worden.

Locy (213) beschreibt ein Paar Nerven bei *Acanthias*, die vom Vorderhirn nahe der dorsalen Mittellinie, gerade hinter dem Neuroporus, entspringen und die olfactorischen Nerven zu den Nasalsäcken begleiten, in denen die Fasern sich unter die Epithelzellen zusammen mit den Fasern der olfactorischen Nerven verteilen. Sie finden sich in jungen Embryonen, vor der Bildung des Bulbus olfactorius u d sind von dem Forscher bis zum halberwachsenen Stadium verfolgt worden. Derselbe Nerv ist von Strong bei erwachsenen Rochen gesehen worden und findet sich auch in einer Zeichnung des Gehirns von Galeus von Fritsch (113). Es

ist wahrscheinlich, dass das rudimentäre Ganglion, welches sich bei Torpedo (169) an der Stelle des künftigen N. olfactorius findet, ebenfalls diesem Nerven entspricht.

Möglicherweise sind alle diese drei Nerven ancestrale, allgemeine Hautnerven, deren Gebiet vom Trigeminus in Besitz genommen worden ist; auch von den Nerven, die Platt und Locy beschreiben, ist das höchst wahrscheinlich. Der Grund, dass der Trigeminus dieses Innervationsgebiet aufgenommen haben sollte, lässt sich finden einesteils in der grösseren Kompaktheit in den Nervencentren und der grösseren Leichtigkeit, mit der sekundäre Verbindungen sich herstellen lassen, und andererseits in der Freigabe der vorderen Teile des Gehirns für höhere Funktionen. Die Kenntnis dieser Nerven kann einiges Licht auf das Wesen der vorderen Teile des Gehirns (185) und auch auf die Probleme der Segmentation werfen. Es ist wahrscheinlich, dass Locy's Nerv der allgemeine Hautnerv von Hill's erstem Segment (332), Pinkus' Nerv der von Hill's zweitem Segment und Platt's Nerv der des dritten oder vierten Segments ist, während der profundus V der Nerv des sechsten Segments war. Das zeigt an, dass die Gehirnsegmente vor dem Cerebellum allgemeine Hautcentren hatten, welche seitdem in den Dienst des N. olfactorius und des N. opticus getreten sind.

Die centralen Beziehungen der allgemeinen Hautcomponenten sind viel weniger beachtet worden, als ihre peripherische Verbreitung. Ausser dem wohlbekannten absteigenden Tractus, der von Wurzelfasern des Trigeminus gebildet wird, sind diese Fasern durch gewöhnliche histologische Methoden in das Cerebellum hinein verfolgt worden: beim Frosch (327), Acipenser (135) und Lota (136).

Kingsbury (192) hat die Medulla einer Anzahl Ganoiden und Teleostier nachuntersucht, auf Versehen von Mayser und Goronowitsch hingewiesen und gezeigt, dass die Beschreibung der sensiblen Centren von Strong auch für die Fische stimmt. Er beschreibt den Tractus trigemino-spinalis und sieht ihn an als den direkten Vertreter der dorsalen Tracte des Rückenmarks. Er erwähnt nichts von dem Eintritt eines Tractus des allgemeinen Hautnerven ins Cerebellum.

Johnston (180, 182, 183, 184) hat die centralen Beziehungen des allgemeinen Hautcomponenten bei Acipenser und Petromyzon im Einzelnen beschrieben, wie sie sich vermittelst zusammenhängender Schnittserien durch das ganze Gehirn mit der Methode von Golgi feststellen liessen. Bei beiden Formen lassen sich allgemeine Hautcomponenten

im Trigeminus, Glossopharyngeus und Vagus auffinden. Die IX. und X. Componenten vereinigen sich mit dem absteigenden oder spinalen V. Tract und enden in einem Kern, der diesem und den dorsalen Tracten des Markes gemeinsam ist, dem Nucleus funiculi et trigemini spinalis. Bei *Acipenser* verläuft der spinale V. Tract dicht unter der Oberfläche der Medulla und es ist keine begleitende Zellsäule mit speziellen Beziehungen zum Tract vorhanden. Bei *Petromyzon* ist der Tract weniger kompakt und wird von einer Zellsäule begleitet, welche den Namen »spinaler V. Kern« erhalten hat. Bei beiden Formen verläuft die Wurzel des sensiblen Trigeminus grossenteils in der Tiefe und endet in derselben grauen Masse, wie die Wurzeln der Gehör- und Seitenliniennerven, dem Tuberculum acusticum. Ausser diesem verläuft ein aufsteigendes Bündel, das sehr stark bei *Acipenser* und nur schwach bei *Petromyzon* ist, zum Cerebellum. Die allgemeinen Hautcomponenten haben also möglichst weite Beziehungen innerhalb der somatisch sensiblen Centren des Hirns. Da, wie weiter unten sich zeigen wird, die Kerne, in denen diese Componenten enden, die Endungsstelle der VIII. und Seitenliniennerven bilden, ist es unmöglich, von einem Spezialkern für allgemeine Hautfasern zu sprechen. Da die speziellen histologischen Eigenschaften dieser Kerne grossenteils durch das Vorhandensein der VIII. und Seitenlinienfasern bestimmt wird, wollen wir einen Überblick über ihren Bau aufschieben, bis wir über diese Componenten zu sprechen haben.

Haller (144) beschreibt eine »dorso-laterale Längsbahn«, welche den spinalen Tract enthält und auch den sekundären Vagustract einzuschliessen scheint. Die spinale V-Bahn empfängt einen Componenten vom Glossopharyngeus, Vagus und vielleicht auch vom Facialis. Die Wurzel des Trigeminus wird grossenteils vom spinalen V. Tract und auch von einem grossen Kleinhirnbündel gebildet. Ein Teil von diesem letzteren geht auf die andere Seite hinüber durch zwei Cerebellarkreuzungen. Die Art und Weise der centralen Endungen sensibler Fasern, wie sie von Haller beschrieben werden, wird in einem späteren Abschnitt besprochen.

Houser (175) wendet den Namen »Allgemeiner Hautkern« (»general cutaneous nucleus«) an auf die ganze Region der Medulla, welche beschrieben worden ist von Stannius (Lobus posterior medullae oblongatae), Mayser (Tuberculum acusticum), Goronowitsch (Dorso-lateral-Bahnen), Strong (acusticum), Kingsbury (acusticum), Wright (Tuberculum acusticum), Herrick (acusticum) und Johnston (acusticum) als der gemeinsame Endungsort der meisten Fasern des VIII. und

der Seitenliniennerven. Er hat den Gebrauch der Ausdrücke »spinaler V. Tractus« und »Tuberculum acusticum« bei Kingsbury bez. dem Verfasser dieses missverstanden. Houser findet, dass die allgemeinen Hautcomponenten den sensiblen V. und einen Teil der IX. und X. Nerven bilden und verfolgt ihre Endungen in allen Teilen des acusticum (seines allgemeinen Hautkerns) und im erweiterten vorderen Ende des Dorsalhorns des Markes.

Edinger (100) beschreibt das Kleinhirnbündel von der Wurzel des Trigeminus in Weigert- und Degenerations-Präparaten von Scyllium.

b) Spezielles Hautunterglied.

Am Kopf und Körper von Fischen und im Wasser lebenden Amphibien finden sich zahlreiche Sinnesorgane, welche jetzt unter dem Namen: Organe des Seitenliniensystems zusammengefasst werden und welche der Gegenstand vieler Untersuchungen und einander widersprechender Deutungen gewesen sind. Die älteren Autoren betrachteten diese Organe als sekretorisch. Seit den Arbeiten von Jacobson (177), Treviranus (318) und Knox (193) hat eine Reihe ausgezeichneter Forscher Beweise für die sensible Natur dieser Organe beigebracht. Savi hat die Organe, die ihm zu Ehren den Namen Savi's Bläschen tragen, zuerst 1841 (282, 283) beschrieben. H. Müller (230) gab die erste histologische Beschreibung der Ampullen und beschrieb auch die Histologie der Savischen Bläschen. Leydig (205, 206) veröffentlichte 1850 und 51 Arbeiten, in denen er zeigte, dass die sogenannten Schleimkanäle der Teleostier keine sekretorischen Elemente enthielten, sondern dass die Nervenzweige, welche in sie eintraten, zu einem Endkolben anschwellen. Er setzte diese Untersuchungen während der nächsten Jahre fort (207, 208, 209) und veröffentlichte 1868 seine wichtige Monographie (210): »Über Organe eines sechsten Sinnes«, in der er zeigte, dass Seitenkanäle, Ampullenkanäle und die Savischen Bläschen sensible Organe sind. Unterdessen hatte Kölliker (194) nachgewiesen, dass die Savischen Bläschen mit einem Epithel ausgekleidet sind, und Schultze (290) in diesem Epithel Sinneszellen entdeckt. Später beschrieb Boll (29) das Sinnesepithel dieser Bläschen weiter. Emery (103) fand Organe bei Fierasfer, die den Savischen Bläschen entsprechen und auch enge Verwandtschaft mit den Seitenlinienorganen in Struktur und Anordnung zeigen.

Merkel (221) studierte die Sinnesorgane des Integuments bei allen Wirbeltiergruppen und veröffentlichte Resultate, die eine ein-

gehendere Betrachtung verdienen. Er unterscheidet zwischen Nerven-
hügeln, zu denen er die Seitenlinienorgane, Grubenorgane, die Ampullen
der Selachier und die Nervensäcke der Ganoiden rechnet, und den End-
knospen, welche eine sehr gleichmässige Struktur bei allen Wirbeltier-
klassen zeigen. Die Nerven-hügel werden wie folgt definiert: »Es ist
ausserordentlich leicht, doppeltkonturierte Nervenbündel bis dicht unter
das Endorgan zu verfolgen. Stets grenzen sich die Nerven-hügel als
ein Ganzes gegen die umgebenden Epithelien ab, man hat es also
immer mit völlig in sich abgeschlossenen Organen zu thun. In den
meisten Fällen ist die Form des Organs die eines abgestutzten Kegels,
nur bei wenigen Tieren kommen Gestalten vor, welche mehr an die
einer Keule erinnern. Was diese letzten, die eigentlichen Nervenend-
zellen betrifft, so sind sie in den kegelförmigen Nerven-hügeln stets
birnförmig, wie es zuerst F. E. Schulze als ein wesentliches Charak-
teristikum derselben hervorgehoben hat, das dünne Ende nach der
Oberfläche, das dicke nach einwärts gekehrt. Die Birnform ist nicht
immer sehr ausgeprägt, manchmal strecken sich die Zellen lang aus
und erscheinen dann als innen abgerundete Cylinder, wie bei Petro-
myzon. Die äussere freie Fläche der Nervenendzellen in den kegel-
förmigen hügeln trägt wahrscheinlich ausnahmslos ein einfaches Sinnes-
haar. Die Stützzellen der Nerven-hügel reichen sämtlich von der Basis,
mit welcher das Organ auf der Cutis ruht, bis zur Oberfläche.«

Hinsichtlich der Topographie beschreibt er supraorbitale, infra-
orbitale und inframaxillare Kanäle und die supratemporale Commissur.
Hinsichtlich der Funktion dieser Organe schliesst er: »Die Sinneshaare
der Nerven-hügel durch alle Dinge ihre adäquaten Reize empfangen,
welche dieselben in Bewegung versetzen, und man hätte dann nichts
weiter vor sich, als ein Organ des Tastgefühls.«

Die Endknospen sind ähnlich den Papillen an den Cirri des Am-
phioxus. Bei Petromyzon bestehen sie aus langausgezogenen spindel-
förmigen Elementen, zwischen denen stäbchenförmige Nervenendzellen
sich befinden, die sich an der Cuticula leicht zuspitzen. Das ganze
Organ ist birn- oder kolbenförmig und hat anstatt der sonst dicken eine
feine Cuticula. Bei den Selachiern sind diese Organe wie die bei Petro-
myzon gebaut. Bei diesen beiden Gruppen sind zwei oder drei Schichten
Stützzellen vorhanden, während bei den Teleostiern die Stützzellen von
der Basis des Organs zur Oberfläche reichen. Die stäbchenförmigen
Zellen sind sehr dünn und tragen keine Haare. Der Forscher weist
Schulze's Ansicht, dass sie Geschmacksorgane sind, zurück, weil ihre
weite Verbreitung über den Körper den Gedanken nahe legt, dass sie

dazu dienen, Reize zu lokalisieren. Lokalisierung ist nicht möglich mit chemischen Reizen und weiter spricht gegen ihre Deutung als Geschmacksorgane die Thatsache, dass sie von irgend welchen peripheren Nerven versorgt werden können. Er schliesst deshalb, dass sie Tastorgane sind und dass sie zu einer genaueren Lokalisierung dienen als die Nervenbügel.

Wie sich später zeigen wird, waren die irrtümlichen Schlüsse über die Funktionen der beiden Typen von Organen grossenteils verursacht durch die Unvollkommenheit der Kenntnis der Nervenkomponenten und Hirnzentren, mit denen sie in Beziehung stehen.

Seine Untersuchung der Morphologie der Sinnesorgane ist ausgezeichnet durch dieselbe Einsicht, Weite des Gesichtskreises und Sorgfältigkeit der Forschung, welche Stannius auf fünfzig Jahre zur klassischen Autorität im Studium der Hirnnerven gemacht haben. Wenn spätere Autoren Merkel's Arbeit die Aufmerksamkeit gegeben hätten, die sie verdient, so hätte das Durcheinanderwerfen der Endknospen mit anderen Sinnesorganen, das in der modernen Litteratur herrscht, vermieden werden können.

Sappey (277) beschreibt die Topographie des Seitenkanalsystems bei den Selachiern. Fritsch (111, 112, 114, 115) entdeckte die »Spaltpapillen« bei Rochen und erkannte, dass diese mit den Savischen Bläschen und den Lorenzinischen Ampullen zu demselben System wie die Seitenkanäle gehören. Garman (125) glaubte, dass die Grubenorgane ein niedrigeres Entwicklungsstadium der Kanalorgane darstellen.

Mayser (219) fand eine enge Beziehung zwischen den Centren der Gehör- und Seitenlinienorgane in der Medulla und nannte die letzteren accessorische Gehörorgane. Beard (16) glaubte, dass das Ohr vom Seitenliniensystem abgeleitet ist: »Das Gehörorgan der Wirbeltiere ist im Grunde ein spezialisierter Teil des Systems der Sinnesorgane der Seitenlinie.« Wright (329, 330) bestätigt bei Ameiurus Mayser's Behauptung von dem gemeinsamen Centrum für Gehör- und Seitenliniennerven in der Medulla und vergleicht die Endolympe des Ohres mit dem Schleim der Lateralkanäle. Weitere Beiträge zur Beziehung der Gehör- zu den Seitenlinienorganen sind von verschiedenen Autoren gemacht worden (102, 115, 278, 84) und schliesslich hat Ayers (14) dem ganzen Gegenstande eine erschöpfende Behandlung zu teil werden lassen, welche ihn zu der Anschauung führt, dass eine vollständige Ähnlichkeit zwischen den Sinnesorganen und Kanälen des inneren Ohres und den Seitenkanälen und Sinnesorganen bei den Ichthyopsiden besteht. Spätere Autoren (324, 87, 248, 304, 213, 68, 182) haben zur

Erörterung dieser Theorie beigetragen. Johnston hat die Ansichten von Mayser und Wright bestätigt und im Einzelnen die engen centralen Beziehungen des Gehör- und Seitenliniensystems beschrieben. Die genetische Verwandtschaft dieser Organe kann nicht länger bezweifelt werden.

Seit den klassischen Untersuchungen von Götte (138) und Balfour (15) ist die Embryologie des Seitenliniensystems von verschiedenen Forschern untersucht worden, deren Arbeiten kurz besprochen werden sollen. Allis (5) hat die Bildung der Sinnesorgane in einem Zellstrang unter der Epidermis verfolgt. Die Zellen drängen nach der Oberfläche, die Epidermis mit dem Organ sinkt ein, ein tunnelähnlicher Kanal wird für jedes Organ gebildet, die terminalen Halbporen jedes Kanals verschmelzen mit denen benachbarter Kanäle und formen zusammenhängende Kanäle, die durch primäre Poren auf der Oberfläche münden. Diese Poren teilen sich und bilden Porengruppen und dendritische Kanalsysteme. Die Sinnesorgane teilen sich sekundär in Gruppen oder Sinnesflecke, wie sie ursprünglich von Merkel beschrieben worden waren. Die Grubenorgane entstehen ähnlich aus sensiblen Strängen, aber ihre Entwicklung hört auf, ehe Kanäle gebildet werden. Beim »Sea-Bass« (*Serranus atrarius*) und beim Lachs (325, 326) erscheint die Anlage des Seitenliniensystems als eine einzige ectodermale Verdickung über der dritten Kiemenspalte, welche nach vorn wächst als eine sich gabelnde Anlage für die Supra- und Infraorbitallinien und nach rückwärts für die Seitenlinie. Ebenso ist es bei Selachiern (226, 213). Bei *Batrachus* (60) werden die Sinnesorganlinien von Verdickungen der unteren Schichten des Ectoderms vor und hinter der Ohrgrube gebildet und die Organe kommen zur Oberfläche ebenso wie bei *Amia*, aber Kanäle werden nur am Kopfe gebildet und selbst da werden weniger als ein Viertel der Organe in Kanäle eingeschlossen. Über die Grubenorgane sagt diese Forscherin: »Es scheint ganz unmöglich, sie bei *Batrachus* in zwei getrennte Gruppen zu teilen, da sie so beständig die regelmäßigen Kanalorgane ersetzen. Der Einschluss eines Organs in einen Kanal scheint ganz zufällig und sekundär.«

Marshall und Spencer (216) haben das Vorhandensein eines *R. ophthalmicus superficialis* des *Facialis* gezeigt und auch, dass der *R. buccalis* zum *Facialis* gehört. Van Wijhe (319) hat nachgewiesen, dass diese beiden Äste durch Teilung eines einzigen Stammes entstehen, und Beard (17) hat dem die Beobachtung zugefügt, dass die Linien der Supra- und Infraorbitalkanäle durch Spaltung eines einzigen »Branchialsinnesorganes« entstehen.

Unsere gegenwärtige genaue Kenntnis des Baues und der Innervation des Seitenliniensystems verdanken wir den Arbeiten verschiedener Forscher, bei denen wir etwas länger verweilen müssen.

Ewart (105, 106, 107) hat zuerst eine genaue Darstellung des Kanalsystems bei Selachiern mit den Innervationen der verschiedenen Regionen veröffentlicht. Gleichzeitig mit Allis zeigte er, dass die Kanäle des Kopfes von Ästen innerviert werden, welche besser zum Facialis als zum Trigeminus gestellt werden sollten. Die supraorbitalen, infraorbitalen, hyomandibularen und lateralen Kanäle werden konstant innerviert vom R. ophthalmicus superficialis VII bez. buccalis, hyomandibularis und lateralis. Er betont, dass ungeachtet noch so grosser Modifikationen bei verschiedenen Formen, die Innervation die richtige Handhabe zur Identifizierung der Hauptabteilungen des Kanalsystems biete. Jeder Kanal sollte als sich ebenso weit erstreckend wie das Innervationsgebiet eines Nerven betrachtet werden. Die Entsendung eines Zweiges des Hauptkanals um das Auge herum ist wahrscheinlich ein ursprüngliches Verhalten. Der Lateralis sollte als ein besonderer Nerv aufgefasst werden, da seine Fasern über und vor dem Glossopharyngeus von der Medulla entspringen. Er ist nur mit der ersten Abteilung des Vagus eng verbunden. Alle Ampullen werden durch Facialisäste innerviert. Ewart war es zuerst, der klar erkannte und aussprach, dass das Verschwinden der Seitenlinienorgane bei den über den Fischen stehenden Wirbeltieren grosse Veränderungen der Hirnnerven verursacht, nämlich die Abwesenheit der Seitenliniencomponenten. Er zeigt, dass das Kanalsystem bei Selachiern entsprechend der Lebensweise modifiziert ist, insofern es höher entwickelt und zusammengesetzter in den aktiveren Formen erscheint.

Pollard (250, 252) beschreibt kurz die Cranialnerven von Polypterus und ausführlicher die Kanalsysteme und die Innervation in verschiedenen Siluriden. Seine Resultate stimmen im allgemeinen mit denen von Ewart überein, obgleich die Sinnesorgane nur in verhältnismässig geringer Anzahl vorhanden sind. Das Kanalsystem wird als ein Organ »sui generis« behandelt und die Nerven desselben nur als Zweige, da »sie alle, obgleich in verschiedenen Richtungen gehend, aus derselben Hirnregion entspringen«. Der Hyomandibularkanal ist bei allen klein und fehlt bei einigen Formen. Grubenorgane sind nicht vorhanden, aber offenbar sind einige der Linien der Grubenorgane, die bei *Amia* vorhanden sind, durch rudimentäre Kanäle repräsentiert. Bei verschiedenen Siluriden werden einige Seitenlinienorgane durch Componenten der IX Äste innerviert.

Collinge (73, 79, 80, 81, 82) beschreibt das Kanalsystem und seine Innervation bei verschiedenen Ganoiden, Teleostiern und Selachiern. Die Kanäle werden teils vom Trigeminus, teils vom Facialis innerviert, und es herrscht keine Übereinstimmung bei den verschiedenen Gruppen. Er berücksichtigt den Versuch Ewart's und anderer, die Seitenlinienfasern als eine besondere Nervengruppe abzutrennen, nicht und macht keinen Versuch, etwas über ihre inneren Beziehungen zu bestimmen.

Bei den wasserlebenden Amphibien verläuft der Seitenliniennerv VII in derselben Weise wie bei den Fischen, während er bei den Landformen fehlt (245, 304). Bei Protopterus (245) hat der Seitenliniennerv VII drei Wurzeln, deren am meisten dorsal gelegene verhältnismäßig feine Fasern hat und eine Anastomose mit dem R. lateralis und mit einem Seitenliniencomponenten im Glossopharyngeus eingeht. Der R. lateralis hat drei oberflächliche Äste für die Seitenlinienorgane der vorderen Körperhälfte und einen R. profundus, der dicht über den Spinalnerven verläuft wie bei Petromyzon und Proteus. Der letztere bildet keine Anastomosen mit den Spinalnerven und giebt keine Äste ab, bis er den Schwanz erreicht, wo er Seitenlinienorgane versorgt. Die Beschreibung der Hirnnerven von Pinkus verbessert in vielen Einzelheiten falsche Behauptungen Burckhardt's (39).

Strong (302, 303, 304) findet bei der Kaulquappe prä- und postauditorische Wurzeln des Seitenliniencomponenten, deren centrale »Endigung in gewissen Bahnen (und Kernen, Osborn) unmittelbar dorsal von denen liegt, die den Ursprung der auditorischen bilden. Diese Tracte scheinen in keiner Weise mit denen des Markes zusammenzuhängen, wie es bei dem aufsteigenden Trigeminus der Fall ist. Der Ursprung dieses Componenten stellt daher offenbar eine Struktur dar, die der Medulla oblongata eigentümlich ist.« Die vor dem Ohre gelegene Wurzel bildet die Rr. oticus, ophthalmicus superficialis VII, buccalis und mandibularis externus des Truncus hyomandibularis, die Linien von Sinnesorganen am Kopfe versorgen, welche in allen wesentlichen Teilen den charakteristischen Kanälen der Selachier entsprechen. Die hinter dem Ohre gelegene Wurzel giebt einen kleinen temporalen Ast ab und bildet den R. lateralis. Der Verfasser verbessert zahlreiche Irrtümer in den Arbeiten von Plessen's und Rabinowicz's (252) und zeigt, dass Goronowitsch's (135) Versuch, die Hirnnerven nach Bell's Gesetz anzuordnen, auf sehr schwachen Füßen steht. Er weist nämlich auf die Thatsache hin, dass sein »Trig. II v.« nicht eine motorische Wurzel, sondern mit dem dorsalen (Seitenlinien) VII bei der Kaulquappe homolog ist. Leider übersieht Strong, was bei einer Ver-

gleichung der Arbeiten von Stannius, Jackson und Clarke (176) und Ewart (105) mit denen von Mayser (219) und Goronowitsch vollständig klar gewesen wäre, dass der Lobus trigemini des Letzteren homolog ist mit dem gleichnamigen Lobus bei Selachiern und dass daher Goronowitsch's »Trig. II d.« ebenfalls ein Teil des Seitenlinien VII ist, während der sogenannte Lobus trigemini Mayser's zum System des Fasciculus communis Osborn's gehört. Dieses Durcheinanderwerfen zweier ganz getrennter Bildungen mit dem Namen Lobus trigemini, das Mayser zuerst verursacht hatte, hat Strong ernste Schwierigkeiten bereitet, als er die Nerven der V.—VII. Gruppe vergleichen wollte. Er kommt jedoch zu dem richtigen Schlusse: »aus dem oben Gesagten geht hervor, dass das Seitenliniensystem der Nerven in seiner Hauptanordnung das gleiche ist bei allen Formen, in denen es studiert und sorgfältig ausgearbeitet worden ist.«

Die Seitenlinienorgane von *Cryptobranchus* (220) werden von dem R. ophthalmicus superficialis VII, einem Zweige des R. maxillaris, welcher den buccalis darstellt, und dem R. mandibularis externus innerviert.

Allis (5, 6) hat zuerst gezeigt, dass der Trigeminus sich bei der Innervation des Seitenliniensystems nicht beteiligt, da die Linien des Kopfes ganz von den Rr. ophthalmicus superficialis, buccalis und mandibularis externus des Facialis innerviert werden. Das Organ 17 des Infraorbitalkanals und die dorsale Grubenlinie werden von dem sogenannten Dorsalast des Glossopharyngeus versorgt, der jedoch von der Lateraliswurzel abgeleitet ist und ein besonderes Ganglion hat. Der übrige Teil des Infraorbitalkanals, die Supratemporalcommissur, und der Seitenkanal werden vom R. lateralis versorgt, welcher dicht bei und ein wenig über und hinter der Wurzel des Acusticus entspringt. Linien von Grubenorganen an Kopf und Körper werden von Ästen von den Nerven versorgt, die zu den Kanälen, bei denen sie liegen, gehen. »Teile der Kanallinien bei *Amia* werden bei gewissen Teleostiern durch Linien von Oberflächenorganen dargestellt, und gewisse Grubenlinien von *Amia* sind bei gewissen Teleostiern und Knochenganoiden offenbar durch Kanäle mit Organen repräsentiert.«

Kingsbury (191) hat die Schwierigkeiten, die durch die Verwechslung des Lobus trigemini bei Selachiern, Acipenser und Teleostiern entstanden waren, gehoben. Er hat gezeigt, dass der Lobus trigemini von Acipenser homolog ist mit dem der Selachier und dass die Wurzel, die von ihm entspringt, eine Seitenlinienwurzel ist. Er deutet auch an, dass dieser Lobus »bei näherer Untersuchung sich als ein modifizierter

Teil des Acusticum erweisen wird«. Das Acusticum ist das Centrum für alle Nerven des Seitenliniensystems und den Acusticus. Zwischen dem Acusticum und dem Cerebellum ist eine enge physiologische Verwandtschaft vorhanden.

Bei *Batrachus* findet sich ein sogenannter R. *recurrens* VII, welchen Clapp (60) mit der VII.—X. Anastomose von *Petromyzon* (Stannius, Ahlborn (1) und von *Protopterus* (Pinkus) für homolog hält. Clapp stellt fest, dass die Fasern, welche diese Anastomose bilden, die vorderen Organe der Dorsal- und Ventrallinien innervieren.

Die Faserendungen in den Seitenlinienorganen von *Ameiurus* hat Bunker (36) beschrieben. Die Nerven werden marklos und »verzweigen sich dann wiederholt, breiten sich über den ganzen Boden und die Seiten des Organs aus und kreuzen einander in allen möglichen Richtungen. Diese Zweige dringen vielfach durch die Grundmembran und erheben sich unter Verzweigungen zum Grunde der sensiblen Zellen. Um die Basis dieser Zellen verflechten sich einige der feinen Nervenfasern zu einem körbchenähnlichen Netzwerk, von dem sich Fibrillen noch höher, beinahe bis zum freien Rande des Organes, erheben. Andre Fasern treten in diesen Körbchenplexus nicht ein, sondern verlaufen aufwärts unter Verzweigungen und in naher Nachbarschaft der sensiblen Zellen«.

Cole (67) beweist umständlich, dass das Seitenliniensystem der Nerven als ein getrenntes und besonderes System betrachtet werden müsse, dessen Fasern central alle im *Tuberculum acusticum* enden. Er besteht darauf, dass der *Nervus lateralis* nicht mit dem *Vagus* zusammengefasst werde, sondern er schlägt vor, das ganze System mit dem *Facialis* zusammenzufassen — ein Vorschlag ohne genügende Begründung. »Die Verbindung des *Lateralis* mit dem *Vagus* muss sekundär erworben worden sein und zweifellos entsprangen alle Seitenliniennerven ursprünglich mit einer einzigen Wurzel vom ‚*Tuberculum acusticum*‘.« Cole beschreibt den Ursprung der Hauptwurzel des *Ophthalmicus superficialis* VII vom ventralen Teile der Medulla bei *Chimära*, ventral zur VIII. Wurzel, aber das bedarf sehr der Nachprüfung, da es ohne Gleichen bei den Wirbeltieren ist. Derselbe Forscher (68) beschreibt die Kanäle und Organe bei *Gadus* und die Äste, welche sie innervieren, im einzelnen und betont das Vorhandensein eines gemeinsamen Typus des Seitenkanalsystems bei allen Fischen, welches aus den vier von Ewart beschriebenen Kanälen besteht. Der Autor bespricht erschöpfend die Frage, welchen Wert das Seitenliniensystem für die Segmentierung hat. Er entscheidet sich dahin, dass es nicht segmentiert ist, und be-

trachtet »die Seitennerven als ganz unabhängige Bildungen, die keine anderen als sekundäre Beziehungen zu den echten Hirnnerven haben«. Er bespricht auch ausführlich die Beziehung zwischen dem Seitenliniensystem und dem Gehörorgan.

Herrick (153) giebt eine genaue und ins einzelne gehende Beschreibung der Seitenliniennerven bei *Menidia*. Der R. lateralis entspringt vom Acusticum unmittelbar über der IX. Wurzel, während der Seitenlinien VII mit zwei Wurzeln entspringt, die beim Eintritt in das Acusticum verschmelzen und »so sehr mit den cephalischsten Fasern des VIII. Nerven untermischt sind, dass eine Analyse unmöglich wird«. Die zwei Wurzeln bleiben distal unterscheidbar, die dorsale bildet den R. ophthalmicus superficialis VII und buccalis, die ventrale den Seitenliniencomponenten des Truncus hyomandibularis. Der Lateralkanal fehlt und die Linie der Organe ist reduziert, aber sonst stimmt der Bau der Kanäle und die Innervation der Kanal- und Grubenorgane in allen wesentlichen Teilen mit den typischen Verhältnissen, wie sie von Ewart und Allis beschrieben worden sind, überein. Die Wurzeln bilden beim Eintritt in das Acusticum auf- und absteigende Bahnen, die sich mit denen von anderen Autoren beschriebenen vergleichen lassen. Die granuläre und moleculare Schicht des Cerebellums wird caudalwärts als Acusticum bez. Cerebellarleiste fortgesetzt. Die Rr. ophthalmici superficialis V und VII verbinden sich zu einem gemeinsamen supraorbitalen Stamm, während der buccalis, maxillaris und mandibularis mit einem Fasciculus-communis-Komponenten eine Strecke weit zu einem gemeinsamen Infraorbitalstamm vereinigt sind. Derselbe Autor (156) bestätigt Cole's Beschreibung des Seitenliniensystems bei *Gadus* und zeigt, dass eine ausgesprochene Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei *Menidia* vorhanden ist. *Ameiurus* und andere Siluroiden (157) stimmen nach seinen Befunden in allen wesentlichen Punkten mit den von Pollard beschriebenen Siluroiden überein. Drei Arten Neuromasten finden sich: die gewöhnlichen Kanalorgane, die gewöhnlichen (grossen) Grubenorgane, und kleine Grubenorgane, welche, wie er glaubt, noch nicht beschrieben worden sind.

Die Innervation der Seitenlinienorgane bei *Spelerpes* (31) stimmt mit der beim Frosch überein.

Die sensiblen Kanäle von *Polypterus* (10) unterscheiden sich im allgemeinen kaum von denen von *Amia*, obwohl sie keine sekundäre Verzweigung zeigen, die dort so ausgesprochen ist. Die Mandibularkanäle anastomosieren in der Medianlinie mit einander, und dasselbe

gilt von den Infraorbitalkanälen. Die Supraorbitallinie verbindet sich an beiden Enden mit der infraorbitalen. Die Supratemporalkommissur ist der in *Amia* homolog. Drei Seitenlinien sind vorhanden, die wahrscheinlich der lateralen, dorsalen und accessorischen lateralen Linie von *Amia* entsprechen.

Die VII., IX. und X. Nerven von *Salamandra* und anderen Urodelen sind neuerdings von Drüner (91) beschrieben worden. Die Ausdrücke, mit denen er die Sinnesorgane beschreibt, sind nicht klar, und seine Analyse der Nervenwurzeln und Ganglien ist sehr unvollständig. Seine vergleichenden Studien bei Larven und erwachsenen Stadien von verschiedenen Formen macht seine Arbeit indessen besonders wertvoll. Wenn nur die Organe, die »Sinneskörper« oder »spezifische Sinnesorgane« genannt werden, zum Lateralliniensystem gehören, dann sind die einzigen Seitenlinienäste: der Ophthalmicus superficialis VII, die Cutanei mandibulae lateralis, der N. cutaneus occipitalis und der N. lateralis. Beim erwachsenen Salamander erhält sich ein kleiner Nerv an der Stelle des Ophthalmicus superficialis VII und innerviert die Haut über dem Masseter und M. temporalis. Die einfachste Deutung dieses Nerven würde sein, dass er die kleinen Dorsaläste der Larve darstellt, die die »knospenförmigen Sinnesorgane« der Parietal-frontal-Region« versorgen. Dies würde die Gegenwart eines Fasciculus-communis-Componenten in diesem Aste nötig machen, aber die Beschreibung der Nervenwurzeln lässt es nicht klar erscheinen, wie solch ein Component in den Ast hineinkommen könnte. Es ist deshalb schwierig oder unmöglich, zu entscheiden, ob die erwähnten Sinnesorgane zum Endknospen- oder Seitenliniensystem gehören und ob der persistierende Nerv ein allgemeiner Haut-, Seitenlinien- oder Fasciculus-communis-Nerv ist. Es ist sehr bedauerlich, dass die einfache und exakte Methode, Nervenwurzeln, Ganglien und Äste nach ihrer Funktion in ihre Componenten zu analysieren, nicht allgemeiner von europäischen Forschern angewandt worden ist, da viel Unklarheit und Verwirrung auf diese Weise hätte vermieden werden können.

Bei *Pleuronectes* (72) folgen die Kanäle dem gewöhnlichen Plan, ausgenommen, dass der linke Supraorbitalkanal auf eine kleine Spur reduziert ist wegen der Drehung des Schädels in der Gegend der Augen. Die Kanäle werden von den Rr. lateralis recurrens VII, oticus, ophthalmicus superficialis VII, mandibularis externus und internus, buccalis, opercularis superficialis VII, lateralis superficialis und profundus vagi innerviert. Die Wurzeln haben ihre centralen Enden alle im Acusticum. Der grösste Teil des R. recurrens VII ist aus Seitenlinienfasern zu-

sammengesetzt. Er wird als der Repräsentant des Seitenliniencomponents des *R. lateralis accessorius* beim Schellfisch betrachtet.

Die neueste Arbeit über das Seitenliniensystem (11) behandelt die Kanalorgane und ihre Innervation bei *Mustelus*. Die Darstellung stimmt im allgemeinen mit der für andere Selachier von Ewart gegebenen überein. Neu ist die wichtige Beobachtung, dass die Ampullen an dem Punkte von der inneren Schicht des Ectoderms hineinwachsen, wo beim Erwachsenen ihre Poren liegen, und damit zeigen, dass diese Poren die ursprüngliche Lage der Sinnesorgane andeuten. Die Linien von Grubenorganen bei *Amia* werden mit Ausnahme der mittleren und hinteren Kopflinien bei *Mustelus* durch Kanäle repräsentiert. Der Verfasser nimmt die falsche Identifizierung des sogenannten *Lobus trigemini* der Teleostier mit dem gleichnamigen *Lobus* des *Acipenser* und der Selachier wieder auf, und schliesst daraus, dass die Ampullen der Selachier mit den Endknospen der Teleostier homolog sind. Angesichts der Arbeiten von Goronowitsch, Kingsbury, Johnston und Herrick kann diese Annahme nicht ernstlich mehr in Betracht gezogen werden.

Nach der Arbeit von Mayser war bis 1898 kein wichtiger Beitrag zu unserer Kenntnis der Centren, zu denen die Seitenlinien- und auditorischen Nerven in Beziehung stehen, geliefert worden. Die Arbeit von Goronowitsch (135, 136), die in der Litteratur der letzten Jahre eine so hervorragende Stelle einnimmt, leidet sehr unter seinem Bestreben, die Hirnnerven in das Schema eines ihm vorschwebenden Gesetzes zu zwingen. Der oben erwähnten Kritik Strong's gegenüber wiederholt er (136) die Behauptung, dass der »*Trigeminus II*« eine feinfasrige Dorsalwurzel, eine grobfasrige Ventralwurzel und sein eignes Ganglion besitzt, was die Zeichen eines »spinalartigen« Nerven seien. Offenbar betrachtet er diese Zeichen als noch nicht genügend, den motorischen Charakter der Ventralwurzel zu beweisen, denn er versucht, ihre Fasern von anerkannt motorischen Stellen abzuleiten, dem *Fasciculus longitudinalis posterior* und den »Zwischenzellen«. Seine Zeichnungen unterstützen seine Beschreibung nicht, und die Kritik von Strong, Herrick und Johnston muss deshalb als unwiderlegt gelten. Goronowitsch war jedoch der erste, der Mayser's Gebrauch des Ausdrucks »*Lobus trigemini*« verbesserte, insofern er zeigte, dass die so bezeichnete Bildung bei den Cyprinoiden ein Teil des *Lobus vagi* ist.

Bei *Necturus* (188) tritt der *N. lateralis* und die zwei Seitenlinien VII Wurzeln in das *Tuberculum acusticum* ein. Die am meisten dorsal gelegene VII. Wurzel geht nach einem besonderen dorsalen *Lobus*,

der wahrscheinlich mit dem Lobus lineae lateralis von Acipenser und den Selachiern äquivalent ist, obwohl der Verfasser davon nichts wissen will.

Haller (144) nimmt die alte, seit langem von allen Forschern aufgegebenen Vorstellung wieder auf, dass die Seitenliniennerven des Kopfes dem Trigeminus angehören. »Es ist sehr charakteristisch«, sagt er, »dass sämtliche Lateralnerven, also sowohl der N. lateralis als selbstständiger Nerv, als auch die Rr. laterales Nervi trigemini, aus dem sensorischen Gebiete des Trigeminuskomplexes entstehen, und es wird ihre Zusammengehörigkeit nicht nur durch ihr peripheres Verhalten, sondern auch durch ihre centralen Ursprungsverhältnisse bewiesen.« Die Verbindung des R. lateralis trigemini (R. lateralis accessorius oder Weber'scher Nerv) mit den echten Seitenliniennerven in einem Beweise für die Einheit des Seitenliniensystems zeigt ein vollständiges Verkennen des Wesens eines Systems oder Organs sui generis. Wright (330), Goronowitsch (136), Strong (304) und Cole (68) hatten Beweise beigebracht, dass dieser Nerv hauptsächlich oder gänzlich die Innervation der Endknospen besorgt und deshalb nicht mit den Seitenliniennerven zusammengefasst werden kann. Der Verfasser kommt der Wahrheit näher in seinen Bemerkungen über die Beziehung des Cerebellum zum Acusticum: »Solche Zellen (Zellen mit Dendriten in der Cerebellarleiste) des äusseren sensorischen Oblongatagebietes zeigen es, auf welche Weise die Zellen der Cerebellarleiste aus jenen der ersteren sich entwickelt haben, denn es bedarf nur der Aufwärtsrückung einer solchen Zelle des äusseren sensorischen Oblongatagebietes, um zu einer charakteristischen Zelle der Cerebellarleiste zu werden. Dies ist aber zugleich der Beweis dafür, dass die Cerebellarleiste und mit ihr das, wie wir aus den Untersuchungen Schaper's wissen, paarig angelegte Kleinhirn aus dem äusseren, sensorischen Oblongatagebiete sich entfaltet hat.« Hiermit bestätigt er die Vermutungen von Goronowitsch, Kingsbury u. a. und die Resultate der Vergleichung aller Elemente des Acusticums und Cerebellums durch Johnston (182, 184). Der Forscher beschreibt einen grossen Teil der Fasern der Seitenliniennerven als von Zellen im sensiblen Centrum entspringend. Die allgemeine Seite dieser Frage soll unten im Abschnitt über die Fasciculus-communis-Centren besprochen werden, aber hier sei festgestellt, dass nichts Derartiges von irgend einem andern Forscher seit der Einführung der modernen Untersuchungsmethoden beschrieben worden ist, und die Behauptungen sind mehr als drei Jahre lang unbestätigt geblieben. Referent weiss aus seinen eignen Studien derselben Region bei Acipenser und Petromyzon,

dass die Imprägnation dieser transitorischen Purkinje-Elemente mit Bezug auf ihren Neuriten sehr unsicher sein kann, dass aber, wenn eine Schnittserie gut imprägnirte Neuriten hat, man mit Leichtigkeit ihren Ursprung und Verlauf völlig genügend verfolgen kann. Haller behauptet, dass er die Neuriten dieser Zellen nirgends als Bogenfasern zur andern Seite hat gehen sehen. Wenn dem so ist, ist es höchst wahrscheinlich, dass er diese Elemente niemals gut imprägnirt vor sich gehabt hat. Andererseits entstehen die Fasern, welche Haller als austretende Fasern abbildet, oft auf der Seite des Zellkörpers und sind dünnen Dendriten der entsprechenden Zellen in *Acipenser* (vgl. 180, Phot. 45) sehr ähnlich. Die Neuriten dieser Zellen entstehen immer von der Zellenbasis oder dem Zellenende gegenüber den grossen Dendriten und gehen stets als Bogenfasern nach der Basis der *Medulla oblongata*. Sie treten vielleicht nicht immer unmittelbar über, sondern können sich nach vorn wenden und in der *Commissura ansulata* übergehen.

Johnston (180, 182) hat die somatisch-sensiblen Centren bei *Acipenser* im einzelnen beschrieben und ihre morphologischen Beziehungen besprochen. Wie oben bemerkt, haben die allgemeinen und speziellen Hautfasern ein gemeinsames Centrum oder eine Gruppe von Centren im Gehirn, die sich über den rostralen Teil des Dorsalorns des Markes, die ganze Länge des *Tuberculum acusticum* und das *Cerebellum* erstrecken. Es kann hier bloss den allen Kernen gemeinsamen allgemeinen Eigenschaften Raum gegeben werden. Jede somatische Nervenwurzel bildet beim Eintritt in die *Medulla* aufsteigende und absteigende Bahnen. Die absteigenden Tracte sind: der spinale V. Tract, ein tiefer absteigender V. Tract und der spinale VIII. Tract, welcher VIII und Seitenlinienfasern enthält. Die aufsteigenden Bahnen der V., VIII. und Seitenliniennerven gehen alle nach dem *Cerebellum*. Diese Tracte, die »dorso-lateralen Stränge« von Goronowitsch, bilden zusammen mit den sie begleitenden Zellen das *Tuberculum acusticum*. Das *Acusticum* setzt sich caudalwärts in das vordere Ende des Dorsalorns des Rückenmarks fort und rostralwärts in die granulöse Schicht des *Cerebellums*. Von der Molekularschicht des *Cerebellums* setzt sich ein grosser Strang oder Tract, die *Cerebellarleiste*, caudalwärts über die Dorsalfläche des *Acusticums* fort. Die Nervenlemente, die sich in diesen drei Kernen finden, lassen sich, wie folgt, charakterisieren:

»1. Mitteltgrosse oder grosse Zellen, deren Dendriten sich frei zwischen den zuleitenden sensiblen Fasern verzweigen, und deren Neuriten nach der Basis des Rückenmarks oder der *Medulla* gehen zur Verbindung

mit anderen Centren. Dies sind die grösseren Zellen im Dorsalhorn und Nucleus funiculi, die mittelgrossen und grossen Zellen im Acusticum, die geringe oder keine Verbindung mit der Cerebellarleiste haben, und ähnliche Zellen in der granulösen Schicht des Cerebellums.

»2. Grosse Zellen, deren Dendriten sich durch charakteristische kleine Stacheln auszeichnen und in der Molekularschicht liegen. Das sind die Purkinje-Zellen des Acusticums, des Lobus lineae lateralis und des Cerebellums. Sie sind eine Modifikation der Zellen der Gruppe 1. Das scheinbare Fehlen dieser Zellen im Dorsalhorn rührt einfach von dem Fehlen einer genügenden Anzahl feiner Fasern her, die eine Molekularschicht bilden und die Entwicklung der eigentümlichen Dendriten verursachen könnten.

»3. Kleine Zellen, deren Neuriten Längstracte bilden und höher oder tiefer innerhalb derselben Gruppe von Kernen enden. Diese müssen als verbindende Elemente angesehen werden, die Verbindungen zwischen auf einander folgenden Abschnitten der cerebro-spinalen Achse herstellen. Das sind die Körnerzellen des Cerebellums und die kleinen Zellen im Dorsalhorn aller Wirbeltiere, welche ihre Neuriten in die dorsalen Tracte schicken, wo sie sich spalten, das Mark auf und ab laufen und die graue Substanz auf anderem Wege wieder betreten. Das Fehlen dieser Elemente im Acusticum wird durch das Vorhandensein der Cerebellarleiste erklärt. Ein grosser Teil der Wurzelfasern der Nerven verläuft durch das Acusticum zum Cerebellum, und die Körnerzellen sind grossenteils oder ganz auf das Cerebellum beschränkt worden und entsenden ihre Neuriten zu den Purkinjeschen Zellen des Acusticums.

»4. Zellen mit kurzen Neuriten. Ich habe diese für das Cerebellum und beide Teile des Acusticums bei Acipenser beschrieben, und sie sind im Cerebellum und den Dorsalhörnern bei vielen Wirbeltieren gefunden worden.

So findet sich hier eine merkwürdige, wie mir scheint, an Übereinstimmung heranreichende Ähnlichkeit des Baues durch das ganze Gebiet des Dorsalhorns, Acusticums und Cerebellums.«

Die sensiblen Fasern der V., VIII. und Seitenliniennerven enden in enger Verbindung in allen drei Centren, und treten in Beziehung zu den granulösen und grossen Zellen. Es ist nachgewiesen, dass der Lobus lineae lateralis in seinem wesentlichen Bau mit dem Acusticum übereinstimmt, dass er die Endigungsstelle einer Seitenlinienwurzel ist, dass er sich ins Cerebellum fortsetzt, dass er dieselbe Beziehung wie das Acusticum zur Cerebellarleiste hat (in umgekehrter Lage) und dass

seine Zellen ihre Neuriten als innere Bogenfasern mit denen des Acusticums zusammen ausschicken. Daher ist der Lobus nur ein Teil des Acusticums, der erst sekundär durch eine Einfaltung der Cerebellarleiste isoliert worden ist, wie Kingsbury behauptet hat.

Die Anzeichen einer fortschreitenden Entwicklung des Cerebellums vom Acusticum, und dafür, dass beide im Grunde mit dem dorsalen Horn eins sind, werden durch die Bedingungen bei *Petromyzon* (183, 184) bedeutend verstärkt. Die Nervenwurzeln bilden auf- und absteigende Züge, deren Beziehungen dieselben sind, wie bei *Acipenser*. In ihrem feineren Baue sind die Nervencentren denen von *Acipenser* auffallend ähnlich, obwohl sie viele Züge von primitiverem Charakter besitzen.

Die grössten Unterschiede zeigen sich in der geringen Entwicklung der Purkinjeschen Zellen, im direkten Zusammenhange des Acusticums mit dem Dorsalhorne, im Fehlen einer besonderen Differenzierung im Acusticum im Vergleich mit dem Dorsalhorn, und in der Fortsetzung eines Teiles des Dorsalhorns als eine besondere Zellensäule, die den spinalen V. Tract begleitet. Die Cerebellarleiste ist an der lateralen Fläche des Acusticums vorhanden, und der dorsale Teil des Acusticums kann als mit dem Lobus lineae lateralis von *Acipenser* homolog angesehen werden. Es ist klar bewiesen, dass die Neuriten der grossen Zellen im Cerebellum und ebenso die vom Acusticum und Dorsalhorn als innere Bogenfasern verlaufen. Diese Umstände unterstützen die aus den Untersuchungen an *Acipenser* gewonnene Behauptung, dass das Acusticum, Cerebellum und der spinale V. Tract als Teile des direkten Vertreters des Dorsalhorns zu betrachten sind. Alle Nervencomponenten sind durch die Verfolgung bis zu ihren peripheren Endungen identifiziert worden. Der R. lateralis ist ein echter Seitenliniennerv und mit dem R. lateralis anderer Wirbeltiere homolog. Die VII.—X. Anastomose wird von Seitenlinienfasern gebildet, die auf dem Wege der Vagusäste zu den ventralen Grubenorganen gehen und den R. lateralis bilden helfen. Ein Seitenliniencomponent bei IX, wie er von Alcock (4) beschrieben worden ist, ist vorhanden, aber er leitet sich von der post-auditorischen Seitenlinienwurzel ab. Die von Alcock beschriebenen Seitenorgane sind echte Grubenorgane, die zum Seitenliniensystem gehören. Sie werden innerviert, wie es Alcock beschrieben hat, aber die Fasern haben ihre centralen Endungen im Acusticum, wie oben dargestellt.

Houser (175) beschreibt das Acusticum von *Mustelus* unter dem Namen »allgemeiner Hautkern« und verwendet den Ausdruck »Tuberculum acusticum« für den Lobus lineae lateralis. Die Beziehungen

dieser Gebilde zu einander, zum Cerebellum und zur Cerebellarleiste sind im wesentlichen dieselben wie bei *Acipenser*. Der Prozess der Einfaltung der Cerebellarleiste ist etwas weiter als bei *Petromyzon* und nicht so weit wie bei *Acipenser* vorgeschritten. Houser beschreibt Zellen des II. Typus und grössere und kleinere Zellen des I. Typus im *Acusticum* (seinen »allgemeinen Hautkern«) und im *Lobus lineae lateralis* (seinem »*Acusticum*«) moleculare, granulöse und Purkinjesche Zellen, die sich mit denen des Cerebellum vergleichen lassen. Er bestätigt Johnston's Schluss, dass das Cerebellum vom *Acusticum* abgeleitet ist, und braucht dieselbe Thatsache für seinen Beweis, aber er begreift nur den Teil ein, den er *Acusticum* nennt. Andererseits behauptet er deutlich, dass sein »allgemeiner Hautkern« die direkte Fortsetzung und der Vertreter des Dorsalhorns des Rückenmarks in der *Medulla* ist. Im ganzen erscheint es nach dieser Arbeit gewiss, dass die Bedingungen bei den Selachiern mit den Schlüssen, die von *Acipenser* und *Petromyzon* gezogen worden sind, in Einklang stehen. Seine Beschreibung des centralen Verlaufes der *Acustico-lateral-Fasern* bedarf der Bestätigung, besonders angesichts der Thatsache, dass sein »*Acusticum*«, in dem sie nach dem Übergang auf die andere Seite enden sollen, bei *Teleostiern* und allen höheren Formen fehlt.

Edinger (100) verfolgt Seitenlinienfasern ins Cerebellum und sagt: »Der grösste Teil des Kleinhirnmarkes besteht zweifellos aus solchen Anteilen der peripheren sensiblen Nerven«. Er schliesst, »dass das Kleinhirn der Selachier im wesentlichen nur Endstätte der direkten sensorischen Bahn aus den Hirnnerven ist, und dass alle anderen in es eingehenden Fasern nur eine kleine räumliche Rolle spielen«.

B. Somatisch-motorisches Glied.

Die echten somatisch-motorischen Hirnnerven sind III, IV und VI, oder die Augenmuskelnerven. Die Unterscheidung zwischen diesen als somatischen und den ventralen V, VII, IX und X als splanchnischen hängt von ihrem centralen Ursprung und der Herkunft der Muskeln ab, welche sie versorgen. Nach den Arbeiten zahlreicher Forscher scheint es sehr wahrscheinlich, dass die Augenmuskeln von den Somiten sich ableiten, während die viscerele Muskulatur von den Seitenplatten stammt. Der Ursprung der III., IV. und VI. Nerven von der ventralen motorischen Säule, die dem ventralen Horn des Markes entspricht, ist bei den Anamniern durch die Arbeit von Osborn (242) sicher gestellt worden. Er fand, dass diese Nerven von besonderen, ventralen, motorischen Kernen und vom somatisch motorischen *Fasciculus* entspringen und

schloss, dass sie kein besonderes System ohne besondere Homologie oder Verbindung mit den motorischen Elementen des Vagus- oder Trigeminus-systems bilden«. Goronowitsch (135) beschreibt bei Teleostiern und Acipenser die Ursprungskerne der III. und IV. Nerven als in enger Verbindung mit dem Fasciculus. Burckhardt (39) beschreibt zuerst die IV. und VI. Nerven bei Protopterus und beschreibt mediale und laterale Kerne des III. Nerven wie bei Petromyzon (Ahlborn). Herrick (153) bestätigt Goronowitsch's Darstellung der mit einander nahe dem somatisch motorischen Fasciculus zusammenhängenden III. und IV. Kerne und findet den Ursprung des VI. Nerven von einem ventral zum Kern des VII. gelegenen, ventralen, motorischen Kern und vom Fasciculus. Haller (144) giebt eine ausführliche Beschreibung der III. und IV. Kerne, die jedoch einige Behauptungen enthält, welche man erst noch betätigt sehen möchte. Houser (175) beschreibt die Kerne der III. und IV. Nerven bei Mustelus.

Die Bedingungen bei Acipenser und Petromyzon verlangen eine etwas ausführlichere Betrachtung. Die Trennung in splanchnisch- und somatisch-motorische Säulen ist nicht scharf bei Acipenser (182) und der innere Ursprung der Augenmuskelnerven ist sehr schwer zu verfolgen. Es sind jedoch gewisse zuverlässige Anzeichen vorhanden, dass ein grundlegender Unterschied zwischen den centralen Beziehungen der XII., VI., IV. und III. Nerven und der der X., IX., VII und V. Nerven existiert. Die Fasern des XII. und VI. gehen von der Mitte des somatisch-motorischen Fasciculus in ventraler Richtung, während die Wurzeln des IX. und X. den Fasciculus als etwas verschiedene Bündel zu begleiten scheinen. Das ist besonders klar bei dem Teil der VII. Wurzel der Fall, der vom Fasciculus zu kommen scheint. Da sich diese Fasern nach etwas caudal zur Wurzel liegenden Zellen verfolgen lassen, die deutlich lateral zum ventralen Horn liegen, kann man wohl annehmen, dass die Fasern von IX und X gleichfalls von lateral gelegenen Kernen entspringen und nur eine zeitweilige Verbindung mit dem Fasciculus haben. Dies zusammen mit den Verhältnissen bei Selachiern und Teleostiern scheint darauf hinzudeuten, dass die splanchnisch-motorischen Fasern niemals in eine innige Verbindung mit dem Fasciculus longitudinalis dorsalis treten, sondern dass der letztere typisch aus somatisch-motorischen Fasern gebildet wird. Aus diesem Grund hat Johnston vorgeschlagen, dass der Fasciculus künftig *somatisch motorischer Fasciculus* genannt werde. Die laterale motorische Säule ist bei Acipenser deutlich durch die Kerne der VII. und V. Nerven vertreten und setzt sich nicht weiter rostralwärts fort. Der Kern des III. Nerven ist deutlich im

Ventralhorn. Bei *Petromyzon* verhält es sich ganz anders (184). Der somatisch-motorische Fasciculus ist klein und kein Nerv entspringt ausschliesslich von ihm. Der XII. geht deutlich aus Zellen des ventralen Horns hervor. X, IX, VII und der grösste Teil von V entspringen deutlich von den Zellen der lateralen motorischen Säule. Ein kleiner Teil von V entspringt von einem kurzen, isolierten Teile der ventralen motorischen Säule auf der Höhe der VII.—VIII. Wurzeln. Es kann sein, dass diese Fasern den VI. darstellen. Der von Ahlborn (1) als VI. beschriebene Nerv entspringt als eine grosse Wurzel, über die kein Missverständnis herrschen kann, vom rostralen Ende der lateralen motorischen Säule. Johnston konnte diese Wurzel nicht zu den Augenmuskeln verfolgen und glaubt, dass sie zum V. Nerv gehören kann. Diese offenbare Ausnahme von der Regel, dass die somatisch- und splanchnisch-motorischen Säulen getrennt sind, bedarf noch weiterer Untersuchung. Der Kern des III. gehört deutlich zu der ventralen motorischen Säule.

C. Splanchnisch-sensibles Glied.

Stannius hat bei Fischen deutlich einen Lobus vagi (Gottsche) und einen Lobus impar oder Lobi pares zwischen den rostralen Enden der Lobi vagi beschrieben, welche die dorsalen feinfaserigen Wurzeln von X und IX bezw. die grosse feinfaserige Wurzel des V.—VII. Complexes entsenden, von dem der R. palatinus und der R. »lateralis trigemini« (wenn vorhanden) gebildet werden. Der R. communicans IX—VII, der feine Fasern zu den Rr. maxillaris superior und palatinus beiträgt, und auch die Anastomose zwischen den peripheren Ästen des maxillaris und palatinus sind von ihm beschrieben. Die rücklaufenden Äste vom V.—VII. Gangliencomplex sind von Stannius vielleicht befriedigender behandelt worden als von irgend Jemand sonst. Nach ihm sind zwei Beispiele solcher Äste bei verschiedenen Fischen vorhanden, die sehr verschieden in ihren gröberen Eigenschaften, aber ganz ähnlich in ihrer grundlegenden Zusammensetzung und Funktion sind. Der erste ist unter den Schädelhöhlenästen (p. 47—54), der zweite unter den Rr. recurrentes (298, p. 58—60) behandelt. Die Rr. recurrentes findet er nur bei Fischen, bei denen die Schädelhöhlenäste klein und auf die Schädelhöhle oder auf die dorsale Fläche des Schädels beschränkt sind und sich nicht über den Körper verteilen. Beide Äste werden von der feinfaserigen Wurzel vom Lobus impar oder seinem Äquivalenten abgegeben. Die dorsalen Schädelhöhlenäste kommen mit einer oder zwei Wurzeln, die Stannius für Äste des V. sowohl als des VII. ansieht,

vom V.—VII. Gangliencomplex und verlaufen dorsalwärts. Die Rr. recurrentes stammen vom caudalen Teile desselben Gangliencomplexes (ihr innerer Ursprung ist mit dem der Schädelhöhlenäste identisch) und verlaufen rückwärts an der Medulla oblongata hin, indem sie Schlingen für die VIII. Wurzel bilden. Wo die dorsalen Schädelhöhlenäste stark entwickelt sind und sich an den Körper vertheilen, heissen sie Rr. laterales. Sie bilden Anastomosen mit X und mit jedem Spinalnerven und gehen entweder zur Dorsalfläche des Körpers, Rückenflosse und Schwanz, oder vermittelt mehrerer Äste zu einem grösseren Teil der Körperoberfläche und besonders zu den anderen Flossen. Diese Äste bilden das unter dem Namen R. accessorius lateralis Weberi bekannte System, das kürzlich von Cole (68) und Herrick (153, 157) bei einigen Formen klar beschrieben worden ist. Wo diese Äste den Körper nicht erreichen (Cyprinus, Gobio, Abramis, Leuciscus, Aspius), anastomosieren die Rr. recurrentes durch einen Ast mit dem R. lateralis vagi und dieser mit dem Vagus und durch einen anderen Ast mit dem R. anterior des ersten Spinalnerven. Der weitere Verlauf und die endliche Bestimmung dieser Fasern wird von Stannius nicht angegeben, aber unzweifelhaft gehen sie wie die des R. lateralis accessorius zu den Endknospen am Körper und den Flossen.

Die splanchnischen Centren in der Medulla oblongata der Teleostier werden von Mayser (219) beschrieben. Die Substantia gelatinosa Rolandi des Rückenmarkes, der Lobus vagi und der »Lobus trigemini« hängen mit einander zusammen und haben denselben histologischen Bau. Zwischen den Lobi vagi und »trigemini« einerseits und dem Tuberculum acusticum andererseits existiert keine Gewebscontinuität. Sie sind ziemlich getrennt durch Bindegewebe und die austretenden Nerven. Die Commissura infima Halleri soll aus sensiblen Vagusfasern und Fasern von verschiedenen anderen Ursprungsstellen bestehen, welche jetzt als zweifelhaft gelten müssen. Der Lobus vagi geht vorn direkt in den Lobus »trigemini« (impar) über und beide entsenden sekundäre Fasern, die ventral nach dem spinalen V. Tract verlaufen und mit ihm verschmelzen, dass sie nicht unterschieden werden können. Die sekundären Vago-Trigeminus-Tracte treten in den Rindenknoten ein an der Grenze zwischen Cerebellum und Valvula. Die Fasern durchkreuzen das Cerebellum und enden im Rindenknoten der anderen Seite. Der »Lobus trigemini« entsendet den »N. trig. gen. dors.«, welcher nach vorn und aussen durch das Tuberculum acusticum geht. Die IX. und X. Nerven entspringen vom Lobus vagi. Die Substantia gelatinosa ist dieselbe in den ganzen beiden Loben, sodass der aufsteigende

Trigeminus, der dorsale Trigeminus geniculatus und der Vagus alle in derselben Substanz ihren Ursprung haben.

Jetzt ist es klar, dass die zwei hier besprochenen Loben, den prae- und postauditorischen Teilen der Fasciculus-communis-Centra von Osborn, Strong und späteren Autoren entsprechen; dass der dorsale Trigeminus geniculatus der Fasciculus communis VII der heutigen Nomenclatur ist; dass die Loben keine direkte Beziehung zur Substanz von Rolando haben und es nicht richtig ist, diesen Namen auf irgend einen Teil derselben anzuwenden; und dass keine enge Verbindung besteht zwischen V, VII und X. Es muss bemerkt werden, dass Mayser in seine Beschreibung des Vaguslobus die splanchnisch-motorische Säule und den sekundären Vagustract einschliesst.

Der Lobus vagi ist nach Goronowitsch (135) vom Dorsalhorn des Rückenmarkes verschieden, entsendet die dorsalen Wurzeln von IX und X und geht am vorderen Ende in ein Bündel von Fasern über, welches sich nach aussen durch die Wand der Medulla wendet als der dorsale VII. Verschiedene andere Ursprünge von Fasern des dorsalen VII. werden beschrieben, aber keiner erscheint annehmbar im Lichte der neueren Untersuchungen. Der IX. sendet einen verbindenden Ast zum R. palatinus facialis. Der Facialis sendet einen Ast zu den Bartfäden auf der Unterseite des Rostrums, N. rostri internus, der gewöhnlich nicht als ein besonderer Ast bei den Fischen vorhanden ist. Ausserdem bildet der Facialis den Palatinus und giebt Fasern an den Oticus und Hyomandibularis.

Osborn (242) hat bei Cryptobranchus in der Medulla ein Längsbündel gefunden, welches er nach seiner Beziehung zu verschiedenen Nerven Fasciculus communis nennt. Dieses Bündel ist zusammen mit den es begleitenden Zellen dem Lobus vagi äquivalent, da das splanchnisch-sensible System bei den Amphibien durch die Reduktion der Kiemen stark rückgebildet ist. Die sensiblen Vaguswurzeln kommen gänzlich (?) vom Fasciculus communis, die sensiblen IX. teils vom Fasciculus, teils von dem ihn begleitenden Kern, die sensiblen VII. von einem weiter rostral auf der Höhe mit dem von IX gelegenen Kerne. Die VII. Wurzel hat keinen absteigenden Tractus, soll aber (?) einen Cerebellartractus haben.

In Fortsetzung von Osborn's Arbeit hat Strong (302, 303, 304) die Fasciculus-communis-Componenten in der Kaulquappe im einzelnen beschrieben. Der Fasciculus wird von den absteigenden sensiblen Fasern der VII., IX. und X. Nerven gebildet. Dieser Component bildet peripherisch die visceralen Äste von X, die R. branchiales X, den sensiblen

Teil des R. lingualis IX, den Rr. pharyngeus IX, den R. mandibularis internus VII (der der Chorda tympani gleichgesetzt wird) und den R. palatinus VII. Dieser Component innerviert die Endknospen und Geschmacksknospen, seine Fasern sind feiner als die irgend eines andern Componenten.

Bei *Protopterus* sind die Fasciculus-communis-Wurzeln von Burckhardt sehr unzulänglich beschrieben und falsch benannt worden (39), aber ihre Verteilung ist von Pinkus (245) trefflich klargelegt worden. Der Vagus hat die gewöhnlichen branchialen und pharyngealen Äste. Der IX. hat ausser den Rr. prae- und posttrematicus, welcher letztere einen grossen Ast an die Zunge abgibt (R. lingualis IX der Kaulquappe, Strong), einen starken R. palatinus, der eine Anastomose vom R. palatinus VII empfängt, und verteilt sich an die Mucosa des Daches der Mundhöhle. Der Fasciculus communis VII bildet einen R. palatinus, einen R. palatinus inferior (chorda tympani), welcher als ein Component des Truncus hyomandibularis zur Schleimhaut am Boden der Mundhöhle verläuft, und Rr. hyoideus und mandibularis internus für den Boden und die Seiten der Mundhöhle. Der R. hyoideus entspringt von einem Stamm, der nur motorische und Seitenlinienfasern enthalten soll, aber seine Verteilung weist darauf hin, dass er Communisfasern enthalten muss. Diese ausserordentliche Versorgung des Mundes mit Communisfasern wird wohl das Vorhandensein einer ungewöhnlich grossen Anzahl Geschmacksknospen bei *Protopterus* anzeigen.

Bei *Necturus* (188) ist der Fasciculus communis nur klein, aber ein accessorischer Fasciculus ist vorhanden, welcher sich an der Bildung von VII beteiligt. Im übrigen verhält sich dieser Component wie bei *Rana*. Kingsbury (191) hat Klarheit geschafft in der Verwirrung, die früher in betreff der unter dem Namen »Lobus trigemini« bekannten Bildungen bestand. Er hat gezeigt, dass das so benannte Gebilde bei Selachiern dasselbe ist, wie das Corpus restiforme von Stannius und der Lobus trigemini von Goronowitsch bei Acipenser, während der sogenannte »Lobus trigemini« der Teleostier (Maysers) in Wahrheit nur der präauditorische Teil des Lobus vagi ist. Die Nerven vom Lobus trigemini innervieren Seitenlinienorgane bei Selachiern, diejenigen vom »Lobus trigemini« Endknospen bei den Teleostiern.

Allis (6) hat gezeigt, dass die Fasciculus-communis-Componenten eine ungewöhnlich weite Verbreitung bei *Amia* haben, besonders in den V. Ästen. Er sagt: »Die einzigen Nerven bei *Amia*, von denen ich bestimmt habe Zweige zu den Endknospen verfolgen können, sind der Ophthalmicus superficialis trigemini und der Maxillaris inferior trige-

mini.« Diese empfangen beide Fasern von der Communiswurzel. Nach einem Überblick über die Verteilung der Endknospen und der Nervenäste, die in ihrer Nachbarschaft verlaufen, schliesst er: »Die Fasern des Fasciculus-communis-Tractes scheinen danach bestimmt, teilweise oder ganz die prätremaischen und pharyngealen Äste der Nerven zu bilden, mit denen sie vergesellschaftet sind, und Endknospen werden immer in den Gebieten der Aussen- oder Innenseite des Körpers gefunden, welche, von ihrer Lage zu diesen Nerven zu schliessen, von ihnen innerviert werden. . . . Kurz, die vom Fasciculus-communis-Tract entspringenden Nerven scheinen grossenteils, wenn nicht gänzlich dazu bestimmt, die Endknospen zu versorgen, was auch nach Strong's Meinung wohl der Fall sein könnte.« Allis hat, worauf andere hingewiesen haben, indem er diesen wichtigen Beitrag zur Innervation der Endknospen lieferte, die Rolle, die die Communiscomponenten bei der Bildung der verschiedenen Äste haben, überschätzt. Es ist nicht wahr, dass dieser Component grossenteils oder ganz die Trigeminiäste, von denen er spricht, bildet. Auch ist dieser Component nicht grossenteils oder ganz bestimmt, Endknospen zu versorgen. Strong's Ansicht (306, p. 195, falsch citiert von Allis, 6, p. 642), dass die Endknospen meistens oder ganz von diesen Fasern versorgt werden, wird jedoch durch Allis' Beweis gestützt. Der R. mandibularis internus trigemini von Allis, der sich aus Fasciculus-communis-Fasern zusammensetzt, welche in einem praespiracularen Aste verlaufen, wird für homolog gehalten mit dem Palatinus inferior VII des Protopterus (245) und mit der Chorda tympani der höheren Tiere.

Das Fasciculus-communis-System ist überaus sorgfältig bei Teleostiern studiert worden (153, 156, 157). Dieser Component bildet wie gewöhnlich die Rr. branchiales, pharyngei, intestinalis und cardiacus X, einen sehr kleinen Pharyngealast und den R. posttremaicus IX (R. praetrematicus fehlt), den R. mandibularis internus des Truncus hyomandibularis (posttremaisch), einen kleinen R. praetrematicus VII nach der Pseudobranchie R. palatinus VII, Componenten des Infraorbital- (R. max. V) und Supraorbitalstamms und den R. lateralis accessorius. Dieser letzte Ast ist gänzlich aus Communisfasern, die von den VII. und X. Wurzeln entspringen, zusammengesetzt, während die prae- und postauditorischen Portionen verwickelte Anastomosen in den Hirnhäuten und der Haut der Dorsalfläche des Kopfes bilden. Der Nerv versorgt Endknospen an Kopf und Körper. Der Forscher glaubt, dass dieser Nerv und der R. recurrens von Stannius und Baudelot in der Hauptsache zu demselben System gehören und dass die äusseren

Anastomosen die primitiveren sind, während der intracranielle Verlauf der VII. Wurzel das Resultat allmählicher Modifikationen ist. In einer andern Richtung der Entwicklung ist die VII. Portion ganz unbedeutend oder völlig reduziert worden, und gleichzeitig hat sich ein Communis-component von IX oder X mit dem R. lateralis vagi verbunden und versorgt nun Endknospen am Körper, welche früher vom R. lateralis accessorius oder R. recurrens VII versorgt wurden. Amia wird auf die Autorität von Allis hin (6) als ein Beispiel für diese Verhältnisse angeführt. Nach dem dürftigen Berichte von Stannius scheint es wahrscheinlich, dass Acipenser mit Amia übereinstimmt. Der Forscher glaubt, dass die Communisfasern im allgemeinen visceral sind und eine Neigung haben, irgend einen Nervenstamm, der eine Linie geringsten Widerstandes bietet, zu begleiten. Diese Ansicht und die besonderen Erwägungen, die aus ihr folgen, scheinen gut begründet und werden sich wahrscheinlich als der bis jetzt beste Vorschlag zur Erklärung des peripherischen Verlaufs der Communiscomponenten erweisen.

Das Problem der Chorda tympani wird von Herrick mit grosser Ausführlichkeit besprochen. Er kommt zu dem Schlusse, dass der R. mandibularis internus von Strong nicht die Chorda sein kann, da es ein posttrematischer Ast ist, während die Chorda prätrematisch ist. Es wird jedoch ein prätrematischer Ast bei Raja und Spinax von Stannius beschrieben: der erste vordere Zweig des R. palatinus, welcher die Mundschleimhaut zwischen Hyoid und Mandibel versorgt. Ein hinterer Ast geht an die Pseudobranchie und der zweite, vordere ist der echte R. palatinus. Dies scheint derselbe Nerv zu sein, wie der, welchen Cole (67) Chorda bei Chimära nennt, und er stimmt wahrscheinlich mit der Chorda von Pinkus (palatinus inferior) bei Protopterus überein. Bei Menidia ist dieser Nerv als solcher nicht vorhanden, er ist wahrscheinlich mit dem R. mandibularis V verschmolzen. Bei andern Fischen kann der prätrematische Pharyngealcomponent mit diesem V. Ast oder mit dem posttrematischen Ast verschmelzen und so beim Erwachsenen nicht als echte Chorda erkennbar sein. Herrick hat zuerst die spinale Fortsetzung des splanchnisch-sensiblen Gliedes bei Fischen beschrieben. Er findet bei Menidia und Mugil einen kleinen Fasertract caudalwärts von der Commissura infima Halleri sich fortsetzend, der ungefähr bis zum ersten Spinalnerven zu verfolgen ist.

Cole (68) hat bei Gadus das erste sympathische Ganglion für das Ganglion geniculatum des Fascialis gehalten (vgl. 156). Er behandelt die Jacobsonsche Anastomose ausführlich und zeigt, dass sie wahrscheinlich bei allen Wirbeltieren ein Fasciculus-communis-Component ist, der von

der IX. Wurzel zum Palatinus VII geht. In einer langen Besprechung der Litteratur über den R. *lateralis accessorius* Weberi kommt Cole zu dem Schlusse, dass dieser ein Sammelnerv ist, der von den Hirnnervenwurzeln entspringt und Fasern von den Spinalnerven empfängt; dass er dazu bestimmt ist, die Endknospen an den Flossen zu versorgen, und dass kein Grund vorhanden ist, ihn als zum Seitenliniensystem gehörig zu betrachten. Sein Schluss, dass der Ast aus den dorsalen Ästen der V., VII., IX., X. und Spinalnerven gebildet ist, muss als falsch betrachtet werden, da die dorsalen Äste allgemeine Hautäste sind und der *lateralis accessorius* für Endknospen bestimmt ist, während der V. in keinem Falle eine Verbindung mit ihm hat. Cole versucht den N. *lateralis* von *Petromyzon* durch Vergleich mit dem *lateralis accessorius* der Teleostier zu erklären. Hierbei braucht er dieselbe Beweisführung und kommt zu demselben Schlusse wie Strong (302, p. 199—200). Es wird sich unten zeigen, dass diese falsche Deutung durch ungenaue Beschreibungen der Bildungen bei *Petromyzon*, wie sie von den älteren Autoren gegeben worden waren, verursacht ist.

Drüner (91) giebt in seiner Darstellung der Nerven von *Salamandra* keine genügende Analyse der Wurzeln und Ganglien, so dass man nicht sicher über die Natur seiner verschiedenen Rami sein kann. Offenbar enthalten die Rr. *palatinus*, *alveolaris* oder *praetrematicus* und *cutaneus mandibularis medialis* VII und die Rr. *prae-* und *post-trematici*, *pharyngei* und andere kleine Äste von IX. und X. *Communis*-componenten.

Coghill (64), der die Nervenwurzeln und Ganglien und die Verteilung der Componenten bei *Amblystoma* gründlicher untersucht hat, bestätigt das Vorhandensein von Rr. *praetrematici* IX und X, 1, 2 und 3. Die von Drüner bei *Triton* gefundene Anastomose zwischen VII und dem R. *praetrematicus* IX ist bei *Amblystoma* ein *Communis*nerv. Ähnliche Anastomosen kommen zwischen IX und X, 1 zwischen X, 1 und X, 2 und zwischen X, 2 und X, 3 vor. Die IX.—VII. Anastomose, welche bei *Siren* (322), *Cryptobranchus* (220) und *Pipa* (12) erwähnt worden ist, und von Strong (304) und Bowers (31) als zu den allgemeinen Hautnerven gehörig, von Drüner (91) als grossenteils motorisch beschrieben worden ist, empfängt Fasern von IX und vom allgemeinen Hautganglion von X. Jene sind *Communis*fasern, die zum R. *alveolaris* gehen, diese allgemeine Hautfasern, die die Haut auf dem Wege des R. *jugularis* versorgen. Drüner und Coghill stimmen darin überein, dass der R. *alveolaris* der *praetrematische* VII ist und dass der *Communis*component im *posttrematischen* VII verschwunden

ist. Coghill schliesst hieraus und aus anderen Thatsachen, dass der R. alveolaris der Urodelen mit der Chorda der Säugetiere homolog ist und dass bei den Anuren der Präspiracularnerv verschwunden ist, während der postspiraculare persistiert.

Um Haller's Arbeiten (143, 144) über das Gehirn von Salmo und Scyllium richtig zu würdigen, muss man seine Darstellung der Ursprungsweise sensibler Fasern in den Hirnnerven untersuchen. Vier Säulen werden in der Medulla anerkannt: »Das innere sensorische Oblongatagebiet«, »das äussere sensorische Oblongatagebiet«, »der mittlere Vagus Kern« und »der untere Vagus Kern«. Nach der gewöhnlichen Benennung sind dies: Lobus vagi, Acusticum, der visceromotorische Kern und das ventrale Horn oder der somatisch-motorische Kern. Vagusfasern sollen von allen diesen Stellen entspringen, aber wenn Referent Haller richtig versteht, liefert der dritte und vierte dieser Kerne nur motorische Fasern. Sensible Fasern von X kommen von (143, p. 66, 144, p. 396—404): a) dem Nervenetz des Lobus vagi, b) von den Zellen desselben und c) von den dorso-lateralen Tracten (Faserbahnen des Acusticum) und auch von Zellen im dorsalen Teile des Acusticum d. h. dorsal zu den dorso-lateralen Tracten (143, p. 66, Fig. 19, 20). Dass Haller diese wirklich für sensible Fasern und die Beschreibung für wohl begründet hält, erhellt aus der Wichtigkeit, die er der Sache beimisst. In der früheren Arbeit über die Vaguswurzeln sagt er: (143, p. 66—67): »Somit wäre also der Nachweis erbracht, dass die sensorischen Fasern aus dem oberen Vagus Kern sowohl aus dem Nervenetz, als auch aus Ganglienzellen direkt entspringen.« In der späteren Arbeit sagt er: (144, p. 404): »Von fundamentaler Bedeutung war das Verhalten einer anderen, ganz central in der Oblongata gelegenen Zelle. Dieselbe (a) lagert ganz dorsalwärts in der Zellschicht um die Rautengrube herum. Zwei kleinere von seinen Fortsätzen verästeln sich innerhalb der Zellschicht, während der periphere Fortsatz, in die Bahn des dorsalen Vagusastes gelangend, mit diesem den Austrittskanal passierte und sich dann in dem subepithelialen Nervenetz verzweigte, wobei seine Endäste bis hinein in das Epithel gut geschwärzt waren. Es ist somit in diesem Falle wohl zum ersten Male der sichere direkte Nachweis dafür erbracht, dass eine innerhalb des Centralnervensystems aus einer Ganglienzelle entspringende Nervenfasern peripherwärts zur sensiblen Endigung wird, dass mit anderen Worten es auch sensible Fasern giebt, die centralwärts aus Ganglienzellen entstehen können.«

Beiläufig muss hier bemerkt werden, dass das nicht die erste Beschreibung von sensiblen Wurzelfasern ist, die von innerhalb des Centralnervensystems gelegenen Ganglienzellen entspringen. Schon 1895 hat van Gehuchten (132) Zellen im Rückenmark der Forelle beschrieben und abgebildet, welche Fasern der dorsalen Wurzeln der Spinalnerven entsenden. Er hielt diese Zellen für homolog mit Spinalganglienzellen und glaubte, sie seien von dem Material der Ganglienleiste entstanden und dauernd im Mark geblieben. Später hat Johnston (181) unabhängig die centralen und peripherischen Beziehungen einer grossen Anzahl dieser Zellen und ihre Fasern bei Embryonen von *Coregonus* und *Catostomus* viel ausführlicher beschrieben und abgebildet und ist zu denselben Schlüssen wie van Gehuchten gekommen. Diese beiden Untersuchungen wurden mit Golgi's Methode an Embryonen ungefähr desselben Alters als der von Haller abgebildete gemacht. Ähnliche Resultate sind von Beard (21) und von Harrison (147) erhalten worden und van Gehuchten's Deutung dieser Zellen kann als sicher bewiesen gelten. Endlich muss bemerkt werden, dass van Gehuchten und Johnston diese Zellen in der Vagusregion der Medulla ebenso wie im Rückenmark gefunden haben und dass Johnston den peripheren Fortsatz bis zu seiner Endung im äusseren Epithel verfolgt hat. Die von Haller beschriebene Zelle sieht ganz so aus, als ob sie zu derselben Gruppe gehörte. Ihre Lage zeigt, dass sie nicht zum eigentlichen Vagus gehört, und die Bestimmung ihres peripherischen Fortsatzes, dass sie zum allgemeinen Hautcomponenten von X gehört. Sie ist also in jeder Weise den von van Gehuchten, Harrison und Johnston beschriebenen Zellen zu vergleichen.

Dieser Punkt ist deshalb so ausführlich behandelt worden, weil der Fall des Vagusganglions im Forellenembryo der einzige ist, wo Haller wirklich eine peripherische Faser von einer Zelle im Centralnervensystem in einen sensiblen Nerv hinein verfolgt haben will. Jedenfalls beweist er in keinem andern Falle, dass solche Fasern sensibel sind. Aber auf Grund des Befundes an dieser Zelle im Embryo glaubt er, dass im allgemeinen beim erwachsenen Tier ein grosser Teil der sensiblen Nerven von Zellen im Gehirn entspringen! In Übereinstimmung mit diesem Glauben bildet er Zellen in verschiedenen Teilen der Medulla oblongata ab, die Neuriten zu den verschiedenen Wurzeln der Hirnnerven beitragen. Einige von diesen Fällen lassen sich unmöglich in einem einzigen Schnitte beobachten und andere sind absurd im Lichte aller andern Arbeiten mit modernen Methoden, z. B. Neuriten von Purkinjezellen, die als sensible Wurzelfasern des VIII. und V. austreten.

Obwohl Haller's Arbeit viel wertvollen Stoff enthält und überaus reich illustriert ist, so sind doch seine Schlüsse unter dem Einflusse seiner vorgefassten Ideen sehr unzuverlässig. Seine Beschreibungen sollten mit grosser Vorsicht gelesen und für allgemeine Schlüsse nur verwendet werden, wo sie die Arbeiten anderer Forscher bestätigen oder von ihnen bestätigt werden.

Bei Acipenser hat Johnston (180, 182) die Fasciculus-communis-Wurzeln von X, IX und VII untersucht und ihre Endungen im Lobus vagi beschrieben. Der Vagus hat zahlreiche dorsale Würzelchen, der Glossopharyngeus und Facialis jeder eine grössere Wurzel. Der Lobus vagi ist an seinem vorderen Ende hauptsächlich aus VII Wurzelfasern gebildet, welche zurücklaufen nach der Gegend des IX. Caudalwärts haben die Lobi vagi eine wichtige dorsale Commissur, die Commissura infima Halleri, die wahrscheinlich aus Wurzelfasern von IX und X gebildet ist. In Verbindung mit der Commissur steht ein medianer Nucleus, der homolog mit dem von Cajal (54) bei Säugetieren beschriebenen ist, und jenseits dieses setzen sich ein medianes und zwei paarige feine Faserbündel wahrscheinlich von den IX. und X. Wurzeln in das Rückenmark fort. Die Commissur, der Kern und die Cervicalbündel werden auch für *Amia*, *Coregonus*, *Catostomus* und *Rana* beschrieben. Die Cervicalbündel verlaufen auf der Basis der Dorsalhörner und zeigen unzweifelhaft im Rückenmarke der Anamnier das Vorhandensein eines Kerns oder einer Zellensäule an, die dem splanchnisch-sensiblen Kern der Säuger in der Gegend der Clarkeschen Säule entspricht.

Diese Untersuchungen an Ganoiden, Teleostiern und Amphibien wurden unabhängig von denen von Herrick (153) an Teleostiern durchgeführt und kamen zu denselben Resultaten. Diese, sowie diejenigen von Gaskell, Cajal, Onuf und Collins lassen keinen Zweifel mehr bestehen, dass das Fasciculus-communis-Centrum bei allen Wirbeltieren sich in das Rückenmark fortsetzt.

Der feinere Bau des Lobus vagi ist verhältnismässig einfach. Die sensiblen Fasern gabeln sich gewöhnlich, aber die Endigungen der Zweige sind vielfach nahe bei einander. Die Zellen des Lobus vagi gehören dem Typus I und II an. Die Zellen des Typus II sind verhältnismässig zahlreicher im dorsalen Teile des Lobus und sie empfangen die Endungen der sensiblen Fasern. Ihre kurzen Neuriten verzweigen sich im ganzen Lobus zwischen den Zellen des I. Typus, deren Neuriten latero-ventralwärts nach den Lateraltracten der Medulla oblongata verlaufen. Hier gabeln sich die Fasern entweder oder wenden sich auf-

oder abwärts, ohne sich zu teilen, und bilden eine Längsbahn, die sich rückwärts in das Rückenmark und vorwärts zum rostralen Ende der Medulla oblongata erstreckt. Rostralwärts tritt die Bahn in einen grossen Kern unter dem Cerebellum ein, und viele Fasern nach dem gegenüberliegenden Kern durch den Körper des Cerebellums. Wenn man im Gehirn der höheren Wirbeltiere nach einem Äquivalent für diesen sekundären Vagustract sucht, fällt sofort auf, dass er nach Ursprung und Verlauf dem direkten Cerebellartract des Säugetiergehirns entspricht, welcher in der Clarkeschen Säule entspringt und im Wurm endet. Man muss jedoch, wenn man die zwei Bahnen als homolog betrachtet, zeigen, dass der sekundäre Vagus Kern (Rindenknoten) der Fische in den Wurm der Säuger aufgenommen wird. Eine Untersuchung dieser Frage wäre interessant. Der Lobus vagi ist äquivalent mit dem Fasciculus communis und seinen begleitenden Kernen bei Amphibien und mit dem Fasciculus solitarius und seinen Kernen bei Säugern.

Bei Mustelus (175) ist der Fasciculus communis vom Lobus vagi getrennt, verläuft ventral von diesem und kreuzt eine Strecke weit den visceromotorischen Kern. Er geht in das Rückenmark zurück. Der Lobus vagi enthält Zellen des II. Typus, welche Verbindungen mit dem benachbarten visceromotorischen Kern herstellen sollen.

Bei Petromyzon (184) ist der Vaguslobus klein, besonders in seinem rostralen Teile, aber am caudalen Ende der Medulla ist er verhältnismässig gross und die Fortsetzung in das Rückenmark ist grösser als bei anderen Wirbeltieren. Dies dürfte eine Tendenz nach einer Cephalisation dieses Systems bei höheren Wirbeltieren anzeigen. Die Fasciculus-communis X., IX. und VII. Nerven haben dieselben peripherischen Beziehungen wie bei anderen Wirbeltieren. Johnston hat die erste Beschreibung des communis VII, central und peripher, und der centralen Beziehungen der communis IX. und X. Fasern gegeben. Die Fasern sind ausserordentlich fein, lassen sich nur in Golgipräparaten verfolgen und ihre Endungen im Vaguslobus verhalten sich im wesentlichen wie bei Acipenser. Die Commissura infima Halleri, der mediane Kern und die Cervicalbündel sind wie bei Acipenser, nur grösser. Der Lobus ist einfacher gebaut als bei Acipenser. Die Zellen gehören dem Typus I an und ihre Neuriten gehen zu den Lateraltracten, aber der Längsverlauf des sekundären Vagusbündels konnte wegen seiner Kleinheit nicht verfolgt werden. Grubenorgane und Endknospen sind beide bei Petromyzon vorhanden. Die Endknospen sind, soweit untersucht, an Kopf und Körper gering an Zahl und das erklärt teilweise die Kleinheit des Lobus vagi.

D. Splanchnisch-motorisches Glied.

Es ist seit langem bekannt, dass die motorischen Wurzeln der V., VII., IX. und X. Hirnnerven von der lateralen Fläche der Medulla entspringen, während die III., VI. und XII. von der ventralen Fläche kommen. Osborn (240) hat gezeigt, dass diese beiden Gruppen von Nerven bei Amphibien getrennte Kerne haben. Die Ursprungskerne des V., VII., IX. und X. bilden eine fortlaufende Säule lateral vom Ventralhorn, aus welchem III, IV, VI und VII entspringen. Goronowitsch (135) giebt eine Beschreibung und Abbildung des lateralen Kernes unter dem Namen Zwischenzellen, aber er unterscheidet nicht immer deutlich zwischen diesen und den sogenannten Acusticuszellen. Burckhardt (39) erwähnt und zeichnet den lateralen Kern, von dem die Wurzeln von X und IX entspringen, aber hält ihn nicht für identisch mit den motorischen Kernen von VII und V. Van Gehuchten (131) giebt Beschreibung und Abbildung des Ursprungs und inneren Verlaufes der VII. Wurzel bei der Forelle. Die Wurzel hat einen indirekten Verlauf, ähnlich der beim Menschen, und einige Fasern können vom Nucleus der gegenüberliegenden Seite kommen. Haller (143, 144) beschreibt die lateralen und ventralen motorischen Säulen (»mittlerer und unterer Vaguskerne«), aber er lässt den motorischen X von beiden Säulen entstehen und sagt, dass sie nicht getrennt sind, sondern mit einander zusammenhängen. Herrick (153) beschreibt den Nucleus ambiguus, der latero-ventral zum Ventralhorn liegt bei Menidia, als den Ursprungskern des motorischen X, IX und teilweise VII. Von einem motorischen Nucleus dicht an der Medianlinie und ventral zum somatisch-motorischen Fasciculus entspringt der Rest des motorischen VII. Der motorische Kern von V isoliert sich lateral zum somatisch-motorischen Fasciculus. Herrick findet, dass diese Kerne zum paracentralen Kern des Rückenmarkes und nicht zum Ventralhorn in Beziehung stehen, und betrachtet sie als echte visceral-motorische Kerne. Die Verhältnisse bei Acipenser und Petromyzon (182, 184) sind oben in dem Abschnitt über die somatisch-motorischen Kerne genügend besprochen worden. Houser (175) behandelt den splanchnisch-motorischen Kern kurz als den Ursprungskern der motorischen V., VII., IX. und X. Nerven derselben oder der gegenüberliegenden Seite. Die Fasern können zu den Wurzeln derselben Seite im somatisch-motorischen Fasciculus oder getrennt verlaufen.

Das Cerebellum.

Verschiedene Forscher haben das Cerebellum zum Gegenstand besonderen Studiums gemacht. Mayser (219) hat die Purkinje-Zellen und die feinfaserige Molekularschicht untersucht und die Commissuren der Cerebellarleiste (»fimbria«), der VIII Wurzeln, der sekundären Vagus-tracte und des IV. Nerven erwähnt. Er hat den Bindearm und verschiedene andere Bahnen, deren Homologie heute noch kaum klar ist, beschrieben.

Die Arbeit von Fusari (122) war eine der ersten Untersuchungen über das Gehirn von Fischen mit der Golgi-Methode. Die Purkinje-Zellen liegen unregelmässig am inneren Rande der Molekularschicht, und kleinere Zellen mit einer andern Art Dendriten sind durch diese Schicht verstreut. Die Neuriten gehen alle centralwärts, die meisten von ihnen bilden die centrale fibröse Grenzsicht, einige lösen sich in der granulösen Schicht auf. Diese enthält kleine rundliche Zellen, deren Neuriten sich bald verlieren; Zellen, deren Neuriten sich wie die der Molekularschicht verhalten; Zellen mit kurzen Neuriten und Zellen, deren Neuriten Collaterale abgeben und in die centrale Faserschicht eintreten. Die Valvula entspricht in ihrem Bau der Molekularschicht des Cerebellums. Es ist schwer, die von Fusari beschriebenen Zellen mit den Zelltypen neuerer Autoren zu identifizieren, mit Ausnahme der Purkinje-Zellen, und selbst diese sind von Schaper in Frage gestellt worden.

Wlassak (327) beschreibt beim Frosch eine »Kleinhirnhinterstrangbahn«, die V Wurzelfasern, Fasern vom Acusticuskern und von den dorsalen Tracten enthält, eine »Kleinhirnseitenstrangbahn«, die sich caudalwärts auf der Dorsalkante der lateralen Tracte bis zur Lumbaran-schwellung verfolgen lässt, ein Bündel von »Kleinhirndachfasern«, welche vom Tectum kommen und in den Mittelteil des Cerebellums enden, nachdem die meisten gekreuzt haben, endlich andere Tracte, deren Zusammensetzung nicht genau bestimmt ist. Koeppe (197) beschreibt bei Rana ein VIII. Wurzelbündel zum Cerebellum. Osborn (242) sagt: »Das Cerebellum ist ausnahmslos klein bei Urodelen und Proteiden, aber es erreicht eine segmentale Grösse und Bedeutung bei den Anuren. Das Cerebellum hat gewöhnlich eine direkte Beziehung zur Grösse und Beweglichkeit der Gliedmassen. Es ist ausserordentlich klein bei Formen ohne Gliedmassen, mittelgross bei Salamandern, und so weiter zunehmend bis zu den Anuren.« Er behauptet, es sei primitiv und nicht degeneriert bei den Urodelen wegen des primitiven Zustandes bei Cryptobranchus, trotz guter Entwicklung und voller Funktion der Beine. Das Cerebellum

von *Cryptobranchus* besteht aus: 1. feinen Fasern von den äussersten lateralen Teilen der Medulla, meistens vom VIII. Nerv, 2. groben Fasern des absteigenden V. Tractes vom Mesencephalon, 3. feinen Fasern, die in das laterale Gebiet der centralen grauen Masse des Mesencephalons gehen, und 4. einem Kern kleiner runder Zellen im Ventralgebiete. Osborn betrachtet das Kleinhirn bei *Cryptobranchus* als hauptsächlich commissural den anderen dorsalen Commissuren vergleichbar. Das Cerebellum von Triton und *Ichthyophis* (38) enthält eine Fortsetzung des Trigeminskerns des Mittelhirns und zwei grosszellige Seitenkerne, deren Fasertracte in die Medulla gehen. Eine fernere Untersuchung des Cerebellums der Amphibien mit modernen Methoden thut dringend not.

Die feinere Anatomie des Cerebellums der Teleostier ist von Schaper (284) vorzüglich beschrieben worden. Die Purkinje-Zellen werden in jungem und erwachsenem Zustande im einzelnen geschildert. Ihre Neuriten gehen in die centrale Fasermasse und geben Collaterale ab, welche in die Molekularschicht aufsteigen. Zellen des Typus II (?), die zwischen den Purkinje-Zellen liegen, schicken ihre Neuriten in die Körnerschicht, wo sie sich anscheinend zerteilen. Die Körnerzellen entsprechen den kleinen Körnerzellen des Säugetierkleinhirns. Sie haben kleine Körper mit zwei oder drei sehr kleinen Dendriten. Ihre Neuriten gehen zum nächsten Punkte der Molekularschicht, teilen sich dort T-förmig und schicken einen Zweig nach jeder Seite des Gehirns. Bipolare Zellen mit ausserordentlich langen Dendriten liegen in der Molekularschicht und entsenden ihre Neuriten zwischen die Purkinje-Zellen. Schaper glaubt, dass diese den Korbzellen der Säugetiere entsprechen. Kleine multipolare Zellen finden sich auch in der Molekularschicht. Zwei Arten Fasern treten in das Cerebellum ein und enden in der Molekularschicht, die einen mit einem zarten Endpinsel mit Knötchen und oft mit kleinen Endkolben, die anderen mit einem »äusserst zarten Geflecht« unmittelbar ausserhalb oder zwischen den Purkinje-Zellen.

Das erste Auftreten des Cerebellums in der Ontogenie der Teleostier (285) geschieht in der Form einer Einfaltung und Verdickung der Seitenwände des Medullarrohrs. »Das Cerebellum der Teleostier muss als eine bilateral-symmetrische Anlage betrachtet werden, — eine Anlage, die vom Boden und den Seitenwänden des vierten Ventrikels entsteht und sekundär erst das Dach einschliesst und so den falschen Eindruck eines medianen Ursprungs des Organs geben kann.«

Bei *Protopterus* findet Burckhardt (39) keine grossen Zellen, die den Purkinje-Zellen entsprechen könnten.

Das Cerebellum des Frosches zeigt bei der Behandlung nach der Golgi-Methode Purkinje-Zellen, die mit denen anderer Wirbeltiere identisch sind (51). Ihre Neuriten werden markhaltige Fasern der Körnerschicht und entsenden Collateralen aufwärts in die Molekularschicht. Die parallelen Fasern der Molekularschicht stammen von den Körnerzellen. Ihre Bestimmung ist nicht erkaunt, aber einige von ihnen verlassen das Cerebellum mit den Neuriten der Purkinjeschen Zellen. Aufsteigende Fasern, welche von der Medulla kommen, enden in der Molekularschicht. Wenige Zellen werden in der Molekularschicht gefunden, die den kleinen, sternförmigen Zellen des höheren Cerebellums entsprechen. Die Körnerzellen zeigen dieselben Charaktere wie bei anderen Wirbeltieren. Ausser diesen enthält die granulöse Schicht grössere Zellen mit dicken, sich ausbreitenden Dendriten, welche den grossen sternförmigen Zellen der höheren Tiere entsprechen. Viele Fasern gehen durch die granulöse Zone, einige von ihnen entsprechen den Moosfasern.

Nach Gaupp (129) sind die Acusticustracte, welche Fasern der VIII. und V. Wurzeln enthalten, und die lateralen Cerebellartracte in der Medulla von Rana durch die Verlängerung der dorsalen Tracte geschieden und treten ins Cerebellum getrennt ein. Der Ursprung der lateralen Cerebellartracte allein aus den Zellen der Clarkeschen Säule wird als »sehr fraglich« betrachtet. Beide Bahnen enden im Cerebellum, teils nachdem sie durch eine Kreuzung gegangen sind, teils ohne solche.

Sauerbeek (283) findet die Purkinje-Zellen der Selachier mit ziemlich einfachen Dendriten. Die Neuriten haben horizontalen Verlauf.

Haller (144) beschreibt drei Hauptteile der Bindearmtracte. Der obere Bindearm besteht aus Fasern zum (vom?) Tectum und ungekreuzten Fasern zum Corpus geniculatum und dient dazu, das Cerebellum mit den optischen Centren zu verbinden. Der untere Bindearm ist ein Tract ungekreuzter Fasern nach dem Lobus inferior, und »das Kleinhirn steht nur vermittels des Vereinigungsgebietes der Pars infundibularis mit den caudalen Enden des basalen Vorderhirnbündels und durch dieses mit dem sekundären Vorderhirn in Verbindung«. Die übrigen Bindearmfasern kreuzen und dienen zur Verbindung des Cerebellums mit den Teilen des Zwischenhirns, die durch die ersten beiden Teile nicht erreicht werden. Nach den Bedingungen bei andern Fischen zu urteilen, ist es wahrscheinlich, dass Haller's Tract zum Geniculatum der kreuzende Tractus lobo-cerebellaris ist, welcher nichts mit den optischen Centren zu thun hat, während sein unterer Binde-

arm der direkte Tractus lobo-cerebellaris ist, welcher als ein Glied in der Kette dient, die Impulse vom Vorderhirn nach dem Cerebellum überträgt.

Das Cerebellum der Selachier (287) hat gefaltete Wände, die eine geräumige Höhlung einschliessen. Von den drei Schichten ist die Körnerschicht nicht überall vorhanden. Die Dendriten der Purkinje-Zellen zeigen spärlichere Arborisation als bei den Teleostiern. Ihre Neuriten dringen in die Körnerschicht ein, wenn eine solche vorhanden ist; fehlt sie, dann verlaufen sie entlang der *Membrana limitans interna*. Kleine Zellen der Molekularschicht von sehr veränderlicher Form haben kurze, auf allen Niveaus der molekularen Schicht endende Neuriten. Diese lassen sich mit den kleinen Rindenzellen beim Menschen vergleichen. Kleine und grosse Körnerzellen sind in der Körnerschicht vorhanden. Die kleinen Körnchen sind denen der Teleostier völlig ähnlich; die grossen sind Zellen des Typus II mit sehr grossen Zellkörpern und wenigen äusserst groben und spärlich verzweigten Dendriten. Der Forscher hat nur in einem Falle eine im Cerebellum endende aufsteigende Faser erkennen können. Derselbe (289) hat bei *Petromyzon* die typischen Dendriten an den Purkinje-Zellen nicht gefunden, was er schlechter Fixierung zuschreibt.

Johnston (184, 186) hat die Struktur und die Faserbahnen des Cerebellums von *Acipenser* nach der Golgi-Methode untersucht. Die lateralen Lappen bestehen aus den gewöhnlichen Schichten, nur dass die Molekularschicht im cephalischen Teile fehlt. Die Lappen bilden einen Bogen und treffen sich im Körper, der Schlussstein des Bogens wird von molekularer Substanz gebildet, die sich dorso-ventral durch die ganze Dicke des Körpers erstreckt. Diese Beziehung ist wahrscheinlich durch die Bildung des Körpers des Cerebellums vermittels eines Einfaltungsprozesses in der Medianlinie, dem die Verschmelzung der benachbarten Molekularschichten folgte, veranlasst. Die Molekularschicht der Loben setzt sich caudalwärts über das Acusticum als Cerebellarleiste fort. Die regelmässige Anordnung der Schichten ist in der grossen Valvula beinahe verwischt. Die Purkinje-Zellen sind sehr gross, ungemein unregelmässig in der Form und haben wohlentwickelte, in der Molekularschicht stehende Dendriten. Die Purkinje-Zellen im Körper des Cerebellums scheinen ihre Neuriten in die Molekularschicht zu senden, in der sie verlaufen, bis sie die Verbindung mit dem Acusticum erreichen, von wo aus sie durch das Acusticum oder über die Aussenfläche desselben nach der Basis der Medulla verlaufen. Die Purkinje-Zellen der Laterallappen senden ihre Neuriten wahrschein-

lich direkt durch die Körnerschicht und das Acusticum. Die Molekularschicht des Körpers enthält Körnerzellen, die in jeder Hinsicht denen in der Körnerschicht entsprechen. In den Laterallappen enthält die Molekularschicht Zellen des Typus II. Die Körnerschicht des Körpers ist hauptsächlich von Körnerzellen gebildet, die denen der Teleostier und Selachier entsprechen, nur dass ihre Neuriten sich nicht in T-Form verzweigen, sondern sich in der Molekularschicht nach aussen und rückwärts nach dem Acusticum zu wenden. Im caudalen Teile des Körpers senden die Körnerzellen ihre Neuriten durch die Mittellinie in die »Fimbria«, um den grösseren Teil der Cerebellarleiste der gegenüberliegenden Seite zu bilden. Im Körper und in der Valvula ist eine beträchtliche Anzahl Zellen des Typus II der gewöhnlichen Form vorhanden, deren Neuriten eine ausserordentliche Ausdehnung haben. Es sind auch eine kleine Anzahl Zellen des Typus II mit rauen Dendriten, ähnlich denen der Purkinje-Zellen und mit eigentümlichen Neuriten vorhanden, welche an ihren Verzweigungspunkten keulenartige Verdickungen zeigen. Diese Neuriten enden in groben, d. h. schwer erkennbaren, Körbchen und die Zellen entsprechen wahrscheinlich den Korbzellen der Säugetiere. Endlich sind in der Körnerschicht aller Teile des Cerebellums gewisse Elemente vorhanden, welche für die Deutung der Morphologie und Phylogenese des Cerebellums sehr wichtig sind, nämlich verhältnismässig grosse Zellen ohne besondere Differenzierung, deren Neuriten das Kleinhirn auf dem Wege des Acusticums zu verlassen scheinen. Diese werden als äquivalent mit den gewöhnlichen grossen Zellen des Acusticums und als Vertreter der primitiven Elemente, von denen sich die Purkinje-Zellen entwickelt haben, angesehen.

Die Faserbahnen, welche das Cerebellum betreten und dort enden, schliessen sensible Wurzelfasern des V., VIII. und Seitenliniennerven ein, ebenso zwei Bahnen vom Tectum opticum, gekreuzte und ungekreuzte Bahnen von den Lobi inferiores, und eine ungekreuzte Bahn vom Nucleus ruber tegmenti. Die sensiblen Nervenfasern betreten das Cerebellum durch das Acusticum und verteilen sich an die granulierten Schicht der Seitenloben und des Körpers. Die anderen Tracte treten in den Körper des Cerebellums an seiner Vereinigungsstelle mit dem Mittelhirn ein und verteilen sich an die Körnerschicht aller Teile des Cerebellums. Der ganze Verlauf aller dieser Bahnen ist in vollständigen Schnittserien verfolgt und ihre Endungsweise im einzelnen untersucht worden. Nur in seltenen Fällen treten Fasern in die Molekularschicht ein und enden dort. Es zeigt sich, dass die meisten Neuriten der Körnerzellen an ihren Endungen zu den rauen Dendriten der Purkinje-Zellen im

Cerebellum in Beziehung treten, und die übrigen bilden die Cerebellar-leiste und haben dieselbe Beziehung zu den Purkinje-Zellen des Acusticums und des Lobus lineae lateralis. Die Funktionsweise des Cerebellums ist wie folgt: Die Reize werden von den Körnerzellen empfangen, durch ihre Neuriten übertragen und an die Purkinje-Zellen durch deren raue Dendriten verteilt; die Purkinje-Zellen schicken Impulse zu anderen Teilen des Gehirns. Einige Reize jedoch werden vielleicht von den primitiven, undifferenzierten Zellen der Körnerschicht empfangen und diese würden dann Impulse ausschicken (wahrscheinlich nach dem Tectum), ohne die Dazwischenkunft der Purkinje-Zellen. Andererseits dürften die Neuriten der Körnerzellen Zellen des Typus II in der Molekularschicht reizen, welche ihrerseits die Impulse weiter unter die Purkinje-Zellen verbreiten. Die Bestimmung der Neuriten der Purkinje-Zellen ist ungewiss. Wahrscheinlich gingen sie ursprünglich als innere Bogenfasern zum Tectum, und das mag in einem so primitiven Gehirn wie das der Acipenser noch der Fall sein. Bei höheren Formen müssen die Purkinje-Neuriten andere Verbindungen gewonnen haben.

Die Phylogenese des Cerebellums wird betrachtet als die allmähliche Entwicklung einer zusammengesetzten, koordinierenden Struktur aus dem verhältnismäßig einfachen Acusticum unter dem Einflusse von Faserbahnen, welche hier von verschiedenen Teilen des Gehirns zusammenlaufen. Der auffälligste Zug in dieser Entwicklung ist die Differenzierung der Purkinje-Zellen, deren Dendriten sich in charakteristischer Weise entwickeln in Reaction auf das Bedürfnis, Impulse von der Unmasse Neuriten der sehr feinen granulierten Zellen zu empfangen, welche die Molekularschicht bilden.

Catois (58, 59) hat vordere, mittlere und hintere Kleinhirnstiele bei Fischen beschrieben. Der vordere Stiel enthält Bahnen, welche Verbindungen herstellen mit dem Corpus geniculatum und dem Thalamus, dem caudalen Teile der Lobi inferiores, und der Gegend der Kerne der III. und IV. Nerven. Der mittlere Stiel enthält die Fasern der Purkinje-Zellen auf ihrem Wege nach der Olive und Fasern von Zellen im Rückenmark, deren Endungen mit den Dendriten der Purkinje-Zellen in Beziehung stehen. Der hintere Stiel enthält Fasern von den Purkinje-Zellen zum antero-lateralen Teil der Medulla, wo sie in der Nähe der motorischen Zellen des ventralen Horns enden. Catois hat auch mit Hilfe von Methylenblau die Körbchen um die Purkinje-Zellen nachgewiesen, die zu grossen sternförmigen Zellen in der Molekularschicht gehören.

Das Kleinhirn des *Mustelus* (175) hat die gewöhnlichen Schichten mit zwei Faserzonen, einer basalen und einer mittleren. Die Fasern der Basalzone treten in das Cerebellum vom Acusticum ein. Die Purkinje-Zellen sind einfach im Vergleich mit denen der Säuger; ihre Dendriten breiten sich in einer Ebene aus, rechtwinklig zur Längsrichtung der Kleinhirnfalte, in welcher sie liegen. Ihre Neuriten haben einen centralen Verlauf in die Faserzone hinein, die aus dem Cerebellum austritt. In der Molekularschicht sind einige wenige kleine Zellen vorhanden, die den Sternzellen beim Menschen entsprechen. Die Körnerzellen sind durchaus den von Schaper und Johnston beschriebenen gleich und die T-Verzweigung ihrer Neuriten, die von Schaper beschrieben wird, ist bestätigt. Zellen des Typus II sind in der Körnerschicht vorhanden. Die Faserbahnen, die in das Cerebellum eintreten oder es verlassen, werden nicht beschrieben, aber als seine Hauptfunktion wird die Regulierung des Gleichgewichts betrachtet. Über die Evolution des Cerebellums hat der Verfasser dieselbe Ansicht wie Johnston.

Das Kleinhirn von *Petromyzon* (184) ist viel einfacher als das irgend eines anderen Wirbeltieres, welches mit modernen Methoden untersucht worden ist. Es besteht aus einer kleinen dorsalen Leiste, welche die Acustica der beiden Seiten verbindet, und sein Bau ist dem des Acusticums wesentlich ähnlich. Es nimmt die Wurzelfasern der somatisch-sensiblen Nerven wie bei *Acipenser* und anderen Formen auf, und nur ein anderes kleines Bündel (von den *Lobi inferiores*) tritt ein. Seine Zellen sind in der Hauptsache die grossen, für das Acusticum charakteristischen Zellen. Ihre Dendriten gehen nach aussen durch die Molekularschicht, aber zeigen nicht die charakteristische Rauigkeit. Ihre Neuriten lassen sich deutlich latero-ventralwärts durch das Acusticum oder weiter vorwärts, zusammen mit den Neuriten von den Zellen des Acusticums verfolgen. Man nimmt an, dass die Neuriten der Purkinje-Zellen, ebenso wie die des Acusticums, als innere Bogenfasern zum Tectum opticum gehen. Zahlreiche kleine Zellen, welche sich wahrscheinlich mit den Körnerzellen anderer Wirbeltiere vergleichen lassen, sind in der Zellschicht vorhanden. So zeigt das Cerebellum von *Petromyzon* einen Bau, der in auffallender Weise mit der oben vorgetragenen Hypothese der Evolution des Cerebellums in Einklang steht. Die Thatsache ist ausserdem sehr wichtig, dass selbst bei dieser ausserordentlich einfachen Gestaltung des Cerebellums ein Tract von den *Lobi inferiores* eintritt. In ähnlicher Weise treten von vorn kommende Tracte bei *Protopterus* und den Urodelen, welche nächst *Petromyzon* das primitivste Cerebellum haben, in das Cerebellum ein.

Das Thema der Faserbahnen des Cerebellums, das bei Untersuchungen an Selachiern so sehr vernachlässigt worden ist, ist von Edinger (100) zum Gegenstand einer speziellen Untersuchung gemacht worden. Er unterscheidet ein Hauptstück, das einen weiten *Ventriculus cerebelli* enthält, und eine Rautenlippe, die durch Einfaltung des caudalen Randes und Verbindung mit dem *Plexus chorioides* gebildet wird. An den Seiten ist das Cerebellum caudalwärts in das *Tuberculum acusticum* fortgesetzt und die Molekularschicht setzt sich caudalwärts über diesen Kern fort. Ein sehr kurzes *Velum anterius* verbindet das Cerebellum mit dem *Tectum*. Das Cerebellum hat überall denselben Bau; es besteht von innen nach aussen aus vier Schichten: Körnerschicht, Markfaserschicht, Schicht der Purkinje-Zellen und Molekularschicht. Die Molekularschicht ist an der rostralen und caudalen Oberfläche sehr dünn und ungemein dick auf jeder Seite von der dorsalen Mittellinie. Die Markfaserschicht liegt gänzlich innerhalb der Purkinje-Zellen und sendet einige ihrer Fasern in die Körnerschicht. Bei *Torpedo* finden sich Markfasern auch ausserhalb der Purkinje-Zellen. »Mitten in den caudalsten Fasern des Kleinhirnschenkels liegt ein mächtiger Kern, der einzige, welcher im Cerebellum der Selachier abzuscheiden ist.« Edinger nennt diesen *Nucleus lateralis cerebelli* und neigt zu der Annahme, dass er mit Deiter's Kern der höheren Wierbeltiere homolog ist.

Bethe hatte Fische operiert und die Faserbahnen waren nach der Weigertschen und auch nach der Marchischen Methode von Edinger untersucht. »Es haben sich mindestens drei Faserkategorien herausgestellt: A. Eigenfasern des Cerebellums; B. Fasern, welche das Cerebellum mit andern Hirnteilen verbinden; C. Fasern, welche direkt in die sensorischen Hirnnerven gelangen oder aus diesen stammen.«

Die Eigenfasern bestehen aus Kommissuralfasern, untermischt mit Fasern der sensiblen Nerven, die sich in der Mittellinie kreuzen, und auch aus (zweifelhaft) Fasern, welche benachbarte Teile des Cerebellums verbinden. Der *Tractus cerebello-thalamicus cruciatus* kreuzt in der Gegend des *Oculomotorius* und endet in der grauen Substanz dorso-lateral zum *Infundibulum*. Der *Tractus cerebello-mesencephalicus* scheint in der Gegend rostral und lateral vom *Ganglion interpedunculare* zu enden, aber andere Fasern beginnen hier und enden in der Gegend des *Nucleus praetectalis*. Die beiden werden als eine fortlaufende Bahn betrachtet. Der *Tractus cerebello-spinalis* entsteht hauptsächlich von den lateralen Teilen des Kleinhirns und verläuft nach dem Rückenmark hin der Seitenfläche der *Medulla* entlang. Ein *Tractus cerebello-tectalis*, welcher,

wie Edinger glaubt, von dem Nucleus magnocellularis tecti entspringen dürfte, kann entweder in das Cerebellum eintreten oder eine dorsale Wurzel des IV. Nerven bilden. Der Ursprung und die Bestimmung von den im Velum anterius kreuzenden Bahnen ist nicht genau festgestellt, aber der grössere Teil von ihnen entspricht, wie man denkt, dem Tractus cerebello-spinalis ventralis der höheren Wirbeltiere.

In Degenerationspräparaten findet der Forscher Bahnen nach dem Cerebellum vom VIII., IX. und X., und in Weigert-Präparaten einen Tract vom V. Nerven. Die Bahnen von V und VIII verlaufen im Acusticum, diejenigen von IX und X medial und ventral zum Acusticum. Die Fasern treten in beide Seitenlappen und in den Körper des Cerebellums ein. Der Cerebellartract von der Seitenlinienwurzel, welcher bei anderen Fischen mit der Golgischen Methode verfolgt worden ist, liess sich nicht finden, wahrscheinlich, weil, wie der Forscher sagt, seine Tiere zu bald nach der Operation getötet wurden, um gute Resultate zu geben. Seine Vermutung, dass das Vorhandensein einer Molekularschicht über dem Acusticum das Fehlen dieser Bahn erklärt, ist angesichts der Thatsache, dass die VIII. Wurzel einen Tract nach dem Cerebellum sendet, sehr unwahrscheinlich. Hinsichtlich der Bahnen von den IX. und X. Wurzeln giebt er keine Andeutung, ob sie Fasciculus-communis- oder allgemeine Hautfasern sind. Die Fasciculus-communis-Fasern lassen sich in Golgi-Präparaten mit solcher Leichtigkeit und Deutlichkeit verfolgen, dass, da niemand, der mit dieser Methode arbeitet, aufsteigende Bahnen erwähnt, es als wahrscheinlich gelten muss, dass die von Edinger beschriebenen Tracte allgemeine Hautfasern sind. Es wäre sehr wünschenswert, dass diese wichtige Frage weiter untersucht würde.

Es ist interessant, die das Cerebellum mit anderen Hirnteilen verbindenden Bahnen mit den entsprechenden Tracten bei Acipenser zu vergleichen, bei dem ihr Ursprung und Endungsort mit der Golgischen Methode bestimmt worden sind. Der Tractus cerebello-thalamicus cruciatus Edinger's entspricht wahrscheinlich dem Bündel Y von Johnston; der Tractus cerebello-mesencephalicus kann der Tractus tegmento-cerebellaris sein, während der Tractus cerebello-tectalis unzweifelhaft dem Tractus tecto-cerebellaris I entspricht. Alle diese Bahnen enden bei Acipenser im Cerebellum. Andere, von Edinger nicht beschriebene Bahnen sind oben an passender Stelle erwähnt worden. Der Tractus cerebello-spinalis, welchen auch Houser beschreibt und abbildet, ist wahrscheinlich bei Acipenser mit den acustico-lateralen Wurzelfasern vereinigt. Referent möchte vermuten, dass er eine Fort-

setzung der dorsalen Bahnen des Rückenmarks nach dem Cerebellum darstellt. Der Nucleus lateralis cerebelli Edinger's kann möglicherweise dem Rindenknoten von Mayser und Goronowitsch und dem sekundären Vagus-nucleus von Johnston entsprechen, dessen Identifizierung bei den Selachiern seit langem gewünscht wird. In diesem Falle könnte er nicht mit Deiter's Kern homolog sein. Edinger giebt die Lage dieses Kerns und seines Tractes mit Beziehung zu anderen Bulbus-Tracten nicht deutlich genug an, um seine Identifizierung gewiss zu machen. Es wäre sehr zu wünschen, dass Edinger mit dieser ausgezeichneten Untersuchung nach der Weigert'schen und Degenerationsmethode das Studium des Ursprungs, Verlaufs und Endes der Cerebellartracte nach der Golgischen Methode verbinden möchte.

Allgemeine anatomische und physiologische Betrachtungen über das Hinterhirn.

Dieser Überblick über die Litteratur rechtfertigt die Art und Weise, das Nervensystem zu beschreiben, mit der dies Referat eröffnet worden ist. Das Schema mag nun als eine Zusammenfassung der allgemeinsten Resultate über das Hinterhirn und die Hirnnerven noch einmal durchgegangen werden. Zwei Teile des Schemas mögen etwas ausführlicher betrachtet werden, nämlich die Beschaffenheit und die Wechselbeziehungen des somatisch und splanchnisch sensiblen Systems und besonders die ihrer Centren in der Medulla. Fürs erste ist vielleicht die Berechtigung des Gebrauchs der Ausdrücke somatisch-sensibel und splanchnisch-sensibel in dem Sinne, in welchem sie hier gebraucht werden, nicht völlig klar. Die Ausdrücke werden gebraucht ungefähr in demselben Sinne, wie Gaskell (127) sie anwandte, aber exakter in Übereinstimmung mit unserer besseren Kenntnis der Nervencomponenten. Es muss beachtet werden, dass die Ausdrücke durchaus auf einer physiologischen Basis definiert werden. Die morphologischen Elemente, welche das somatisch-sensible Glied bilden sollen, sind diejenigen, welche bei den Reizen in Betracht kommen, die von der äusseren Umgebung empfangen werden und die eine Reaktion gegen die Umgebung zur Folge haben. Diejenigen, welche das splanchnische Glied bilden, kommen bei den Reizen in Frage, welche von der Auskleidung des Darmkanals (auch Bindegewebe, Gefässe etc.) und von Endknospen in Eingeweide-Epithelien und an der Oberfläche des Körpers empfangen werden und Reaktionen auslösen, welche sich auf die organischen Thätigkeiten beziehen (Ernährung, Atmung u. s. w.).

Natürlich ist es schwierig, eine genaue Grenze zwischen diesen beiden Gruppen von Funktionen zu ziehen. Alle äusseren Reize mögen zu Zeiten, besonders wenn sie stark sind, die organischen Thätigkeiten beeinflussen, aber es muss betont werden, dass eine solche Wirkung weder direkt, noch gewöhnlich ist. Sie ist nicht die charakteristische und unmittelbare Funktion des somatischen Glieds. Offenbare Ausnahmen von dieser Regel, wie sie zum Beispiel von den Temperaturfasern gegeben werden, mögen noch offene Fragen bleiben, da wir nichts über diese Fasern bei niedrigen Wirbeltieren wissen. Andererseits verursachen Reize, die von dem splanchnischen Gliede zugeteilten Gebilden kommen, kaum jemals Reaktionen gegen die Umgebung. Von diesem Gesichtspunkte aus geben die Endknospen, welche bei der Aufstellung eines allgemeinen Schemas, wie das vorgeschlagene ist, die grössten Schwierigkeiten zu bieten scheinen, in Wahrheit die geringste Schwierigkeit. Die Wahrscheinlichkeit und die geringe Zahl vorhandener positiver Beweise begünstigen die Ansicht, dass die Endknospen die chemischen Verhältnisse des Wassers registrieren oder andererseits das Wasser mit Hinsicht auf die Funktionen der Ernährung und Atmung prüfen. Der direkte Einfluss der Reize, die von ihnen eingehen, zeigt sich nur in Bewegungen der Visceralmuskulatur, z. B. in saugenden oder greifenden Bewegungen des Mundes oder Einstellung der Atembewegungen. Körperbewegungen folgen erst sekundär.

Zwei Thatsachen in den Beziehungen der Centren, die zu diesen Gliedern gehören, müssen ferner unser Urteil über ihre Natur stark beeinflussen. Die Trennung der Centra, welche die Fasciculus-communis-Komponenten empfangen, von denen, welche die allgemeinen Haut- und die Acustico-lateral-Komponenten aufnehmen, macht es unmöglich, den Endknospen dieselbe Funktion oder dieselbe Art der Funktion zuzuschreiben, wie den anderen Hautorganen. Diese Trennung erstreckt sich wenigstens auf die sekundären Bahnen der sensiblen Centren. Die somatischen Centren entsenden die inneren Bogenfasern, welche in der ventralen Commissur kreuzen und zu dem Tectum hinaufgehen, während der sekundäre Vagustract von den splanchnischen Centren eine direkte Bahn zu den Rindenknoten darstellt. Die weiteren Verbindungen dieser Bahnen sind wahrscheinlich so, dass die somatischen und splanchnischen Centren zwei bestimmte Mechanismen darstellen, deren Trennung für die Verrichtung der ihnen eigentümlichen Funktionen notwendig ist. Andererseits ist das Vorhandensein getrennter somatisch- und splanchnisch-motorischer Kerne a priori ein Grund, die Trennung der somatisch- und splanchnisch-sensiblen Glieder zu er-

warten. Referent kennt keine Thatsachen, die dieser Ansicht entgegenstünden.

Nach dem Dafürhalten des Verfassers unterstützen alle Arbeiten, die Untersuchungen des Gehirns nach modernen Methoden enthalten, die Ansicht, dass das Acusticum und Cerebellum sowohl wie der spinale V. Tract und sein Spezialkern, wo ein solcher vorhanden ist, als Vertreter der Dorsalhörner des Rückenmarks im Kopfe anzusehen sind. Es ist unmöglich, zu glauben, dass das Acusticum und Cerebellum sich aus irgend einer andern Anlage entwickelt hätten, als aus dem primitiven Dorsalhorn der Rückenmarks-Oblongata. Gegen die Ansicht, dass sie vom Anfang sui generis im Kopf und nicht im Rumpf vorhanden waren, spricht ihre augenfällige Ähnlichkeit mit dem Dorsalhorn in Bau und sekundären Verbindungen und ihre Entwicklung von der Lateralanlage.

Die Frage nach den Reflexverbindungen in der Medulla oblongata ist bei niederen Wirbeltieren noch sehr wenig beachtet worden. Das Vorhandensein direkter Reflex-collateralen von den sensiblen Fasern zu motorischen Kernen ist nur bei der Forelle beschrieben worden, bei der van Gehuchten Collaterale von den V. Wurzelfasern zu den Zellen des VII. motorischen Kernes gefunden hat. Dass solche Collateralen nicht in anderen Fällen beobachtet worden sind, ist vielleicht dem Umstande zuzuschreiben, dass das Studium des Gehirns der Anamnier jung ist und die Forscher ihre Aufmerksamkeit mehr in die Augen springenden Thatsachen zugewendet haben. Man kann jedoch nicht erwarten, dass die Collateralsysteme sich als ebenso wohl entwickelt wie bei höheren Wirbeltieren erweisen werden. Andererseits sind die Commissural- und Tractuszellen bei Fischen gut entwickelt, wie es sich in den Arbeiten von van Gehuchten, Martin, Johnston und Houser zeigt. Diese Zellen mögen verhältnismäßig direkte Verbindungen zwischen den sensiblen und den motorischen Kernen herstellen, aber von der Anordnung der Zellen und Faserbahnen scheint es, dass sie mehr den indirekten Wegen dienen, auf welchen zusammengesetzte coordinierte Thätigkeiten ausgeführt werden.

Übersicht über das Hinterhirn.

Das Hinterhirn und die Hirnnerven lassen sich wie folgt beschreiben. Das Hinterhirn lässt sich in vier Längszonen oder Säulen teilen, die allgemein bekannt sind als a) das Tuberculum acusticum und verwandte Kerne und Bahnen, b) der Lobus vagi, c) die laterale motorische Säule und d) die ventrale motorische Säule. Diesen müssen

noch zahlreiche commissurale und verbindende Elemente und die Faserbahnen zugefügt werden, welche auf kürzere oder längere Strecken durch die Medulla oblongata verlaufen. Zu jeder der vier erwähnten Säulen stehen gewisse peripherische sensible oder motorische Nerven in Beziehung, während die commissuralen und verbindenden Elemente rein centrale Verbindungen und Funktionen haben.

Die erste der vier Säulen nimmt den dorsalen Teil der Lateralwand der Medulla oblongata und das ganze Cerebellum ein und besteht aus folgenden Gebilden: den angeschwollenen, rostralen Enden der Dorsalhörner des Rückenmarks (Nucleus funiculi), dem Nucleus trigemini spinalis, dem Nucleus acustici spinalis, dem Tuberculum acusticum, der Körnerschicht des Cerebellums, der Molecularschicht des Cerebellums mit seiner caudalen Erweiterung, der Cerebellarleiste. Peripher sind mit dieser Säule verbunden die allgemeinen Haut-, auditorischen und Seitenlinienkomponenten der Hirnnerven. Der allgemeine Hautcomponent verteilt sich hauptsächlich auf dem Wege des Trigeminus und in wechselndem Maße auf dem Wege des IX. und X. Nerven. Die auditorischen Nerven und Seitenliniencomponenten sind, wie gezeigt, von den allgemeinen Hautcomponenten phylogenetisch abzuleiten und eng mit einander verwandt. Das Gehörorgan ist eine neuere Modifikation des Seitenliniensystems und die Gehör- und Seitenliniennerven haben sich wahrscheinlich von einer einzigen Wurzel differenziert, welche ursprünglich die Stelle der heutigen auditorischen Wurzel einnahm. Das ganze System sollte als von einer einzigen Wurzel, der Acustico-lateral- oder Neuromast-Wurzel, entstehend betrachtet, und die verschiedenen Äste sollten als Äste dieser Wurzel verstanden werden. Diese Äste sollten in Zukunft nicht mehr auf die V., VII. oder X. Nerven bezogen werden.

Die Wurzelfasern jedes dieser Componenten enden stärker oder geringer ausgebreitet in den drei Hauptteilen dieser Säule: Cerebellum, Acusticum und Nucleus funiculi. Diese ganze Säule samt den mit ihr verbundenen Nerven und Sinnesorganen kann als ein somatisch sensibles Glied des Nervensystems aufgefasst werden. Alle Teile des centralen Apparates haben dieselbe charakteristische Struktur und Verbindungen. Die Kerne enthalten: a) kleine Zellen, deren Neuriten sich T-förmig teilen, auf und ab verlaufen und ihr eignes Segment mit anderen Segmenten in Verbindung setzen. Sie sind besonders zahlreich im Cerebellum (Körnchenzellen), wo die Funktion der Coordination sekundär erworben worden ist; b) eine kleine Anzahl Zellen mit kurzen Neuriten, die in verschiedenen Kernen verschiedene Formen haben und

im Cerebellum besondere Beziehungen zu den Purkinje-Zellen gewinnen (Korbzellen); c) grosse Zellen, deren Neuriten Verbindungen mit andern Teilen des Gehirns herstellen. Diese Zellen gewinnen eine besondere Differenzierung im Cerebellum (Purkinje-Zellen) und im Acusticum derjenigen Formen, die eine gut entwickelte Cerebellarleiste haben. Bei Fischen haben die Purkinje-Zellen ursprünglich dieselben Verbindungen wie die gewöhnlichen grossen Zellen, aber bei den höheren Wirbeltieren erwerben sie besondere Verbindungen, um besondere Funktionen zu verrichten. Die von den grossen Zellen dieser Kerne ausgehenden Fasern verlaufen als Bogenfasern zur Basis der Medulla, kreuzen dort als innere Bogenfasern auf die gegenüberliegende Seite, wenden sich rostralwärts als Tractus bulbo-tectalis und enden im tiefen Teile des Tectum opticum. Ein Teil dieser Fasern verläuft von der somatisch sensiblen Säule einer Seite zu der andern Seite ein Segment weiter rostralwärts (Acusticum oder Cerebellum). Dies sind die äusseren Bogenfasern. Wahrscheinlich senden bei primitiven Fischen die somatisch-sensiblen Kerne kreuzende Verbindungsfasern vorwärts von Segment zu Segment zu denselben Kernen der gegenüberliegenden Seite. Die äusseren Bogenfasern stellen solche Verbindungen in der Gegend des Rückenmarks und der Medulla oblongata dar, während diese Verbindungen zwischen Medulla oblongata und Tectum viel zahlreicher werden. Das Tectum kann daher ursprünglich als ein Teil der somatisch sensiblen Säule betrachtet werden, welcher nach Verlust der allgemeinen Hautnerven seiner Segmente nur die Funktion eines sekundären somatischen Centrums behalten hat.

Das Cerebellum in Verbindung mit dem acustico-lateralen System von Nerven dient primär der Funktion des Gleichgewichts. Wegen des Eintritts von Bahnen aus dem Tectum und aus sekundären optischen und olfactorischen Centren wird das Cerebellum sekundär ein Mechanismus für die Beiordnung der Bewegungen des Körpers in betreff der optischen und olfactorischen so gut als der acustico-lateralen Reize.

Die zweite der vier Säulen nimmt einen Teil der lateralen Wand der Medulla oblongata ventral und nach innen von der somatisch sensiblen Säule ein. Sie besteht aus den Wurzelfasern der VII., IX. und X. sensiblen Nerven, welche einen Längs-fasciculus (Fasciculus communis) bilden, und aus den Zellmassen, die mit diesem Fasciculus zusammen gruppiert sind. Die Nervenfaserverponenten, deren Endungen mit den Zellen dieser Säule in Beziehungen stehen, bilden die prae- und posttrematischen Äste, die Rr. pharyngei und palatini zur Schleimhaut und den Geschmacksknospen des Darmkanals und verlaufen auf dem

Wege verschiedener Hautäste, um die Endknospen in der Haut zu innervieren. Das Centrum in der Medulla oblongata und dem Rückenmark sollte splanchnisch-sensible Säule genannt werden und der centrale und periphere Apparat das splanchnisch-sensible Glied des Nervensystems. Am caudalen Ende der Medulla bilden die Fasciculi der beiden Seiten eine Kreuzung (Commissura infima Halleri), die zu einem gemeinsamen, medianen Kern in Beziehung steht, und caudalwärts erstrecken sich die Fasciculi in das Rückenmark in der Gegend der Clarkeschen Säule. Die Zellen dieser splanchnischen Säule sind hauptsächlich Zellen des Typus II, deren Neuriten Verbindungen mit anderen Teilen des Gehirns herstellen. Zellen des Typus II sind mehr oder weniger zahlreich bei einigen Fischen. Die sekundären Verbindungen dieser Säule bedürfen dringend der weiteren Untersuchung. Die Fasern vom Lobus vagi gehen zu den lateralen Bahnen der Medulla, wo sie einen auf- und absteigenden Tract bilden, der unter dem Namen des sekundären splanchnisch sensiblen Tractes bekannt ist. Seine caudalen Beziehungen sind unbekannt. Rostralwärts tritt er, bei einigen Fischen wenigstens, in Beziehung zu einem speziellen Kern, der unter dem Cerebellum liegt, dem Rindenknoten oder sekundären Vagus Kern. Die Zellen dieses Kernes schicken Fasern als eine Commissur durch das Cerebellum und andere nach der ventralen Mittellinie und vorwärts (Acipenser). Der ganze splanchnische Reflexapparat verlangt eine viel eingehendere Untersuchung, als ihm bis jetzt zuteil geworden ist. Es ist jedoch klar, dass der splanchnische Apparat ganz verschieden im Bau ist von dem somatischen, und dass die beiden in ihren centralen Beziehungen streng getrennt sind. Das ist für die Verrichtung ihrer Funktionen nötig.

Die dritte Säule besteht aus den motorischen Kernen, welche den splanchnischen Reflexapparat vervollständigen. Diese splanchnisch-motorische Säule liegt ventral zur splanchnisch sensiblen Säule und lateral zum unteren Teil des Ventrikels. Ihre Zellen entsenden die motorischen Fasern der Nerven, die die viscerele Muskulatur versorgen, X, IX, VII und V. Die Kerne der X. und IX. Nerven entsprechen dem Nucleus ambiguus der höheren Formen, während der VII. und V. spezielle Kerne haben, welche sich den Kernen dieser Nerven bei höheren Wirbeltieren vergleichen lassen.

Die vierte Säule entsendet die motorischen Nerven der somatischen Muskulatur, den sogenannten Hypoglossus, welcher eigentlich zum Körper gehört, und die VI., IV. und III. Nerven zu den Augenmuskeln. Die motorischen Zellen liegen nahe der Medianebene ventral vom Ven-

trikel und entsprechen in ihrer Lage dem ventralen Horn des Rückenmarks. Mit dieser Säule ist eine Faserbahn in Beziehung gesetzt (Fasciculus longitudinalis dorsalis), deren Fasern von den Zellen der Säule entspringen, eine Strecke weit längs verlaufen und dann als Wurzelfasern von motorischen Nerven austreten. Dieser Tract sollte somatisch-motorischer Fasciculus genannt werden. Bei einigen Formen ist die somatisch-motorische Säule unvollständig, denn sie besteht aus einer Anhäufung von Zellen für XII, einer andern für VI und einer andern für IV und III. Bei andern Formen wird die Säule vollständiger durch Zellen, die den somatisch-motorischen Fasciculus begleiten.

Fig. 1—6.

Eine Reihe schematischer Querschnitte des Gehirns und der Hauptäste der Hirnnerven eines Fisches zur Illustration der Funktionsglieder des Nervensystems. Der Einfachheit halber sind nur die allgemeinsten Thatsachen eingetragen. In den Ganglien sind die allgemeinen Haut- und die acustico-lateralen Componenten mit bipolaren Zellen, die Fasciculus-communis-Componenten mit unipolaren Zellen gezeigt.

Fig. 1. Durch das Rückenmark und einen typischen Spinalnerven.

Fig. 2. Durch die Glossopharyngeuswurzel. In Fig. 2 scheint die motorische Faser im R. postrematicus IX eine Ganglienzelle zu tragen, aber diese ist eine unipolare Zelle, welche zu den Fasciculus-communis-Fasern im R. pharyngeus gehört.

Fig. 3. Durch die Acusticus- und Facialiswurzeln; die prae- und postauditorischen Neuromastwurzeln sind auf dieselbe Fläche projiziert.

Fig. 4. Durch die Wurzel des Trigeminus und das Cerebellum.

Fig. 5. Durch das Mittelhirn.

Fig. 6. Durch die hintere Commissur, den Thalamus und den Hypothalamus.

Fig. 7.

Skizze der sensiblen Componenten der Hirnnerven, zusammen mit ihren sekundären centralen Bahnen der ersten Ordnung auf eine horizontale Fläche projiziert. Nur eine Vaguswurzel ist eingetragen.

Den Figuren 1—7 gemeinsame Abkürzungen.

- ac. Tuberculum acusticum.
- ad r. rec. VII. Splanchnisch-sensible Fasern von IX, welche zu dem R. recurrens VII (N. lateralis accessorius, Weber'scher Nerv) stossen.
- b. M. Meynert'sche Bündel.
- c. ans. Commissura ansulata.
- c. c. Cerebellarleiste.
- cer. Cerebellum.
- c. i. H. Commissura infima Halleri.
- c. p. Commissura posterior.
- Dk. Dachkern (Nucleus magnocellularis tecti).
- f. c. Fasciculus communis.
- f. i. a. Innere Bogenfasern.
- i-o. g. c. Infraorbitaler allgemeiner Hautcomponent.

- i-o. n. Infraorbitaler Neuromastcomponent.
- i-o. sp. Infraorbitaler splanchnischer (Endknospen) Component.
- IX. N. Glossopharyngeus.
- IX—VII. Allgemeine Haut- und splanchnische Componenten von IX zum Truncus hyomandibularis und R. palatinus VII.
 - l. i. Lobus inferior.
 - l. l. l. Lobus lineae lateralis.
 - l. v. Lobus vagi.
- m. g. c. Mandibularer allgemeiner Hautcomponent.
 - n. f. Nucleus funiculi.
 - n. l. Nervus lateralis, postauditorischer Neuromastcomponent.
- nuc. b. M. Kern der Meynert'schen Bündel.
- r. com. Ramus communicans zum Sympathicus.
 - r. d. Ramus dorsalis.
 - R. f. Reissner'sche Faser.
 - Rk. Rindenknoten.
 - r. l. Ramus lingualis IX.
 - r. m. R. mandibularis.
 - r. p. R. praetrematicus IX und X.
 - r. pal. R. palatinus VII.
 - r. ph. R. pharyngeus IX und X.
 - r. post. R. posttrematicus IX und X.
- r. rec. VII. R. recurrens VII (Nervus lateralis accessorius, Weber'scher Nerv.
 - s. m. Somatisch-motorische Säule.
 - s. m. f. Somatisch-motorischer Fasciculus.
- s-o. g. c. Supraorbitaler allgemeiner Hautcomponent.
- s-o. n. Supraorbitaler Neuromastcomponent.
- sp. m. Splanchnisch-motorische Säule.
- sp. s. com. Commissur der sekundären splanchnisch-sensiblen Bahn durch das Cerebellum.
 - sp. s. Splanchnisch-sensible Säule.
- sp. V. Tractus trigemini spinalis.
- sp. VIII. Tractus acustici spinalis.
 - s. s. Somatisch-sensible Säule.
 - s. s. s. Sekundäre splanchnisch-sensible Bahn.
- sym. Sympathicus.
- t. b-t. Tractus bulbo-tectalis.
- t. hy. Truncus hyomandibularis.
- t. l-b. et c. Tractus lobo-bulbaris et cerebellaris.
- t. l-ep. Tractus lobo-epistriaticus.
- t. m-b. Tractus mamnillo-bulbaris.
 - t. o. Tectum opticum.
- tr. o. Tractus opticus.
- t. sc. Torus semicircularis.
- t. s-t. Tractus sacco-thalamicus.
- t. s-th. Tractus strio-thalamicus.
- t. t-b. Tractus tecto-bulbaris.
- t. t-c. Tractus tecto-cerebellaris.
- t. t-l. Tractus tecto-lobaris.
- VII—X. Neuromastcomponent von der praeauditorischen Wurzel zu postauditorischen Ästen.

Fig. 1.

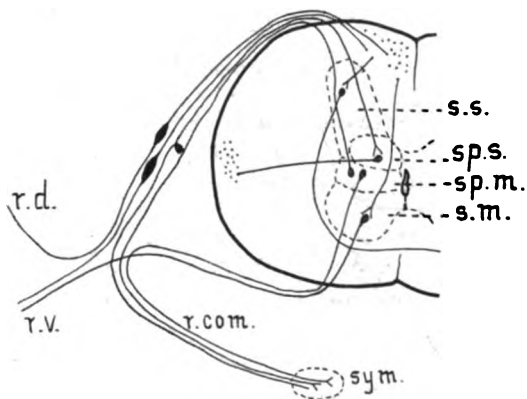


Fig. 2.

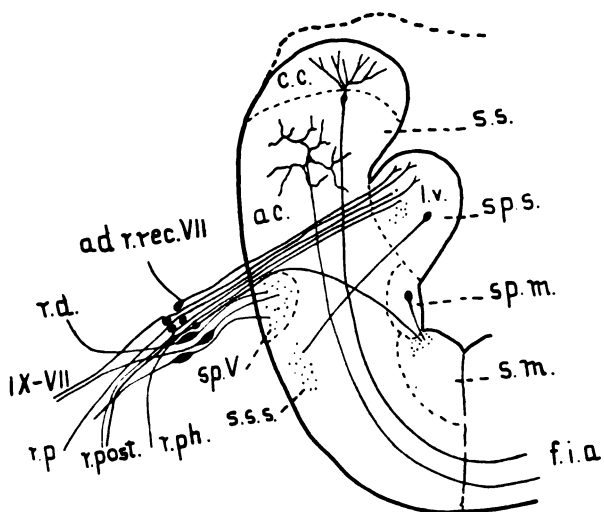


Fig. 3.

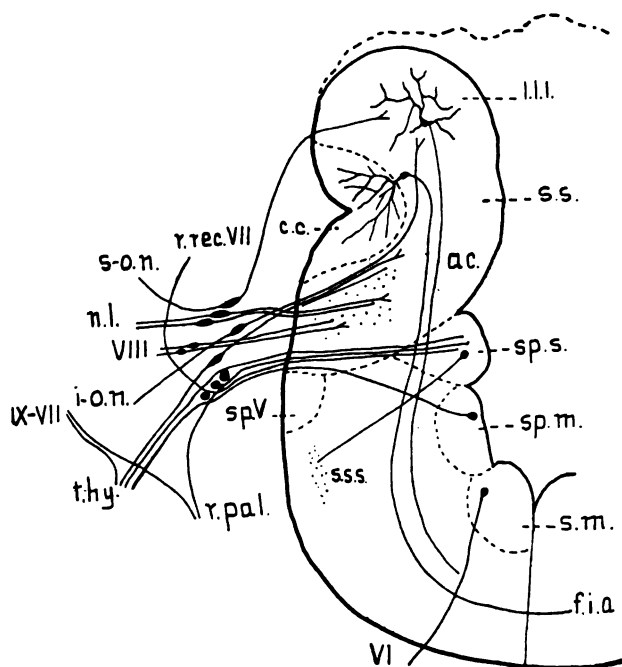


Fig. 4.

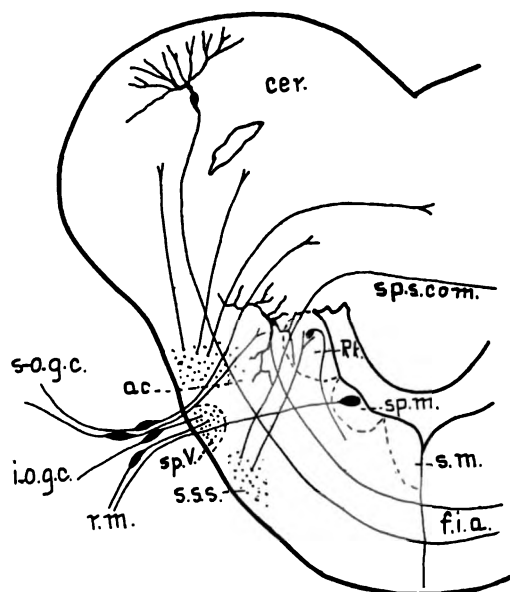


Fig. 5.

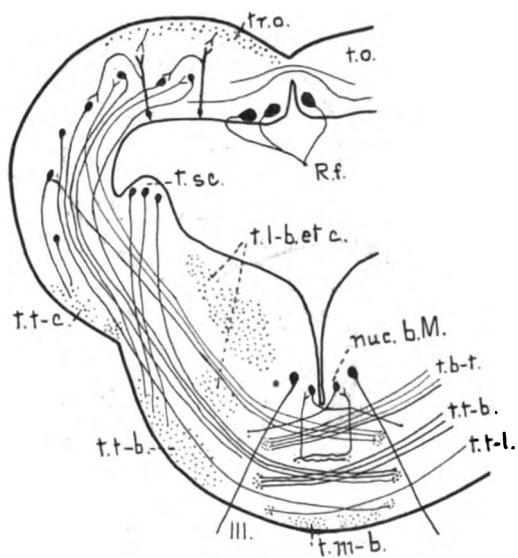
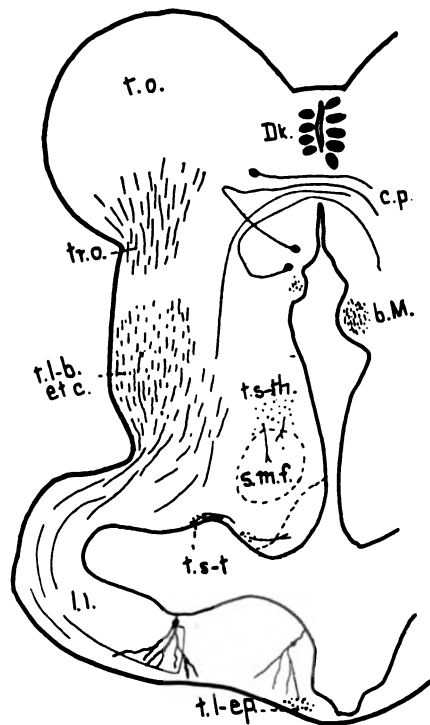


Fig. 6.



Das Mittelhirn.

Die Untersuchungen von Mayser und Auerbach sind für eine Vergleichung mit den Resultaten moderner Forscher wegen der Methoden und der Nomenclatur, die zu ihrer Zeit in Gebrauch waren, kaum verwendbar. Rabl-Rückhard (257) beschreibt den Ursprung des Torus longitudinalis durch Wachstum und Verdickung der inneren Zellschichten des Tectum. Ein homologes Gebilde ist bei Reptilien und wahrscheinlich bei Vögeln in rudimentärer Form vorhanden.

Fusari (122) beschreibt sieben Schichten im Tectum der Teleostier wie folgt (von innen nach aussen): 1. Ependyma. 2. Körnerschicht, deren Zellen er nicht deutet. 3. Schicht mit zahlreichen grossen Sternzellen und Nervenfaserbündeln. Die Neuriten der Zellen gehen in die Faserbündel in derselben Schicht. 4. Eine dicke Schicht spindelförmiger und eiförmiger Zellen, einige mit kurzen, andere mit langen Neuriten. Die langen Neuriten gehen zu den Fasern der dritten Schicht. 5. Schicht der optischen Fasern, meistens longitudinale. 6. Eine dünne Schicht runder Zellen, gering an Zahl. 7. Oberflächliche Gefässschicht.

Bei Amphibien sind die dorsalen und ventralen optischen Tracte von Köppen (197) beschrieben worden. Die ventralen gehen um den lateralen Rand des Tectums herum und treten in seinen caudalen Teil ein. Fasern verlaufen ventral von der dicksten Faserschicht und bilden Tracte zu den cephalischen und caudalen Teilen des Gehirns. Osborn (242) verfolgte den Sehnerven nach dem Tectum und dem Corpus geniculatum. Er erwähnt und zeichnet auch das Corpus interpedunculare, den Nucleus ruber (?) und den allgemeinen Verlauf der Faserbahnen, die mit dem Tectum verbunden sind. Bei Ichthyophis (38) ist der sogenannte Trigeminskern des Mittelhirns sehr gross. P. Cajal (51) findet im Tectum des Frosches drei Hauptzellschichten: eine innere Schicht pyriformer Zellen, eine zweite Schicht granulöser Zellen und eine äussere Schicht grosser, isolierter Sternzellen. Eine äussere Schicht optischer Fasern und eine tiefe Faserschicht, welche die zweite und dritte Zellschicht trennt, sind vorhanden. Cajal beschreibt das Tectum in 15 Zonen, aber da diese belanglos sind, ist es am besten, die folgenden 5 Haupttypen von Zellen zu erwähnen. 1. Zellen nahe der Höhlung, jede mit einem einzigen aufsteigenden Dendriten; ihre Neuriten treten in die äussere Schicht der optischen Fasern ein und gehen wahrscheinlich zur Retina. 2. Pyriforme Zellen, deren Dendriten radiär angeordnet sind und deren Neuriten sich zum äusseren Teile des Tectums erheben

und sich nach rückwärts umbiegen. Die Bestimmung der Neuriten ist unbekannt. Dies sind wahrscheinlich die Zellen mit kurzen Neuriten, die Referent bei *Acipenser* gefunden hat. 3. Pyriforme Zellen mit radiären Dendriten, fusiforme Zellen mit horizontalen Dendriten und Mittelformen zwischen beiden, deren Neuriten in der tiefen Faserschicht oder im Mittelteil des Tectums verlaufen. 4. Kleine Zellen mit dichten Büscheln aufsteigender Dendriten, deren Neuriten sich nicht finden lassen. 5. Oberflächliche horizontale Zellen. Ein Faserbündel, welches das hintere Brachium des Sehnerven darstellt, endet im *Corpus quadrigeminum posterior*.

Das Tectum der Forelle (131) besteht aus drei Schichten: ependymale, granulöse und moleculare. Der Forscher beschreibt vier Typen von Zellen: 1. eiförmige Zellen in der Körnerschicht mit einzelnen vertikalen Dendriten, von denen Neuriten ausgehen, welche sich einer Faserschicht zwischen der granulösen und molecularen Schicht zugesellen. 2. Ähnliche Zellen, die jede einen einzigen vertikalen Fortsatz haben, den der Forscher irrtümlicherweise für einen Neuriten hält. 3. Pyramidale oder sternförmige Zellen, mit aufsteigenden Dendriten, deren Neuriten in die oben erwähnte Faserschicht gehen. Die Neuriten aller dieser Zellen sollen lateral gerichtet sein. 4. Grosse bipolare Zellen in horizontaler Anordnung nahe der Peripherie.

Sala (275) glaubt, dass die kleinen Zellen des *Torus longitudinalis* bei *Tinca* ihre Neuriten nach der Retina entsenden. Schlechte Imprägnierung und ängstliche Gebundenheit an die Nomenclatur der früheren Autoren kommen zusammen, um die Arbeit über das Tectum von *Esox* von Neumayer (237) fast wertlos zu machen. Er findet sieben Schichten und zehn oder elf Typen von Zellen, welche in mehreren Fällen von einander nur in der Ursprungsstelle des Neuriten oder im scheinbaren Fehlen des Neuriten unterschieden sind. Zellen, deren Beschreibung sich auf gute Imprägnation zu gründen scheint, sind die folgenden: kleine Zellen in der oberflächlichen Schicht mit kurzen, nach innen gerichteten Neuriten; senkrecht gestellte Zellen, deren Dendriten mit den optischen Fasern in Beziehung zu stehen scheinen, und deren Neuriten in die tiefere Faserschicht eintreten; grosse Zellen in der plexiformen Zone mit nach allen Richtungen sich ausbreitenden Dendriten und zu der inneren Faserschicht gehenden Neuriten. Sauerbeck (281) findet im Tectum der *Selachier* Zellen mit weit sich erstreckenden, aber wenig verzweigten Dendriten, senkrecht gestellte spindelförmige Zellen mit schwach verzweigten Dendriten und tangential angeordnete Zellen in der äusseren Schicht.

F. Mayer (218) findet im Tectum von *Ammocoetes* drei Schichten, deren zwei äussere er irrthümlicherweise für zellenlos hält. Die äussere Schicht enthält optische Fasern und für die *Decussatio transversa* bestimmte Fasern. Die mittlere Schicht besteht aus den Endverzweigungen der optischen Fasern und den Dendriten von Zellen der inneren Schicht. Die innere Schicht enthält drei Arten von Zellen: 1. Zellen mit nur einem Dendriten, deren Neuriten nach anderen Teilen des Gehirns oder zur gegenüberliegenden Seite des Tectums gehen; 2. bipolare Zellen, deren Neuriten auf dem Wege der *Decussatio transversa* nach der sogenannten »Cortex« gehen, und 3. Riesenzellen. Mayer beschreibt keine Zellen mit kurzen Neuriten. Diese Resultate stimmen in keinem wesentlichen Punkte mit denen überein, welche Referent am Gehirn vom erwachsenen *Petromyzon* erhalten hat.

Gaupp (129) behauptet, dass bei *Rana* das Ganglion isthmi wahrscheinlich optische Fasern empfängt und dass die Bahn der *Transversalcommissur* hauptsächlich nach diesem Ganglion und teilweise nach dem *Corpus quadrigeminum posterius* oder dem *Stratum medullare profundum* des Tectums geht. Ein *Tractus isthmo-tectalis* ist vorhanden.

Haller (144) beschreibt nur die Faserbahnen des Tectums. Er findet eine gekreuzte Zwischenhirnbahn, die oberhalb des Chiasmata kreuzt, andere Bahnen nach dem *Lobus inferior* derselben Seite und eine Bahn von dem dorso-caudalen Teil des Zwischenhirns nach dem Tectum. In seiner Fig. 13 ist das Gebilde, welches dem *Torus semicircularis* entspricht, so auf der rechten Seite bezeichnet, während es auf der linken »oberer motorischer Oculomotoriuskern« genannt wird.

Fritz (116) zeigt endgültig, dass bei Urodelen und Anuren die optischen Nerven eine Totalkreuzung im Chiasma haben.

Krause (198) beweist durch die Methoden von Weigert und Marchi durch Entkernung, dass bei *Cyprinus* die optischen Tracte hauptsächlich im Tectum enden und nur wenige Fasern an das *Corpus geniculatum laterale* abgeben. Bei Entkernung zeigt sich, dass ungefähr ein Zehntel des optischen Tractus nicht degeneriert, weil seine Fasern von Zellen im dorsalen Teil der optischen Zellschicht des Tectums (Nisslsche Methode) stammen und nach der Retina verlaufen. Diese Fasern degenerieren nach Ausschneidung des Tectums.

Sargent (279) findet, dass Reissner's Faser von den Zellen des Dachkerns entspringt und durch den centralen Kanal nach dem caudalen Teil des Rückenmarks verläuft, wo sie durch Fibrillen mit im Kanal liegenden Zellen verbunden ist. Er betrachtet den ganzen Apparat

als einen Apparat für motorische Reflexe, die von optischen Reizen entstehen.

P. Cajal (49) findet im Tectum der Teleostier zehn Schichten, die er beschreibt wie folgt: 1. Ependyma. 2. Schicht der centralen grauen Substanz, welche enthält: a) Zellen mit einzelnen aufsteigenden Dendriten, deren Neuriten von den Dendriten entstehen, nach der Oberfläche hinaufgehen und dann nach abwärts umbiegen und sich in der fünften Schicht auflösen; b) Zellen, deren Neuriten zur Retina gehen; c) Zellen, die denen von a) etwas ähnlich sind und deren Neuriten nach ihrer Abwärtsbiegung die tiefe Faserschicht betreten; d) kleine vertikale Zellen ohne Neuriten; e) grosse Ganglienzellen gleich denen von Schicht 4. 3. Tiefe Faserschicht, centrifugale, centripetale und commissurale Fasern enthaltend. Die centrifugalen Fasern kommen von den verschiedenen Zellen des Tectums und sind am zahlreichsten. Die centripetalen Fasern kommen von der Medulla durch die Basis des Mittelhirns und enden meistens in der fünften Schicht des Tectums. Einige Fasern der tiefen Schicht gehen in die hintere Commissur. 4. Schicht der mittleren grauen Substanz. Sie enthält grosse sternförmige Zellen (»Ganglienzellen«), deren Dendriten sich in der mittleren Schicht des Tectums zerteilen, und deren Neuriten in die tiefe Faserschicht eintreten, und vertikale Zellen, deren Neuriten denselben Verlauf haben. 5. Centrale Plexusschicht. Ausser zahlreichen Zellen enthält diese Schicht eine Menge Dendriten und Faserendungen, von denen besonders die Endungen kurzer Neuriten von Zellen in verschiedenen Schichten des Tectums und optische Faserendungen erwähnt werden müssen. Die Zellen dieser Schicht sind: a) sternförmige Zellen, die mit denen der vierten Schicht identisch sind; b) vertikale Pyramidenzellen mit Neuriten zur tiefen Faserschicht; c) vertikale Zellen mit Neuriten, die eine Schlinge bilden und in die tiefe Faserschicht eintreten; d) Tangentialzellen, deren Neuriten horizontal verlaufen; e) kleine Sternzellen mit dünnen, kurzen Neuriten. 6. Schicht der oberflächlichen grauen Substanz, enthaltend: a) Pyramidenzellen, deren Dendriten sich in der optischen Faserschicht und deren Neuriten sich in der fünften Schicht zerteilen; b) Tangentialzellen, identisch mit denen der fünften Schicht. 7. Innere optische Faserschicht, einige horizontale Zellen wie die der fünften und sechsten Schicht enthaltend. 8. Schicht der mittleren optischen Fasern. Die Methode von Marchi zeigt, dass ein Teil dieser Fasern im Tectum entspringt. Ein Teil dieser Fasern entspringt vom Torus longitudinalis, und deshalb ist der Torus als ein integrierender Teil des Tectums anzusehen, dessen Zellen gewissen

Zellen der granulösen Schicht entsprechen. Optische Fasern enden nicht im Torus. 9. Oberflächliche Plexusschicht des Retinagebietes. Diese Schicht enthält: a) Tangentialzellen gleich denen der fünften und sechsten Schicht; b) Zellen des II. Typus, deren Neuriten in der fünften Schicht enden; c) dislocierte fusiforme Zellen desselben Typus wie die der sechsten Schicht, deren Neuriten zur fünften Schicht gehen; d) konische Zellen mit grossen tangentialen Dendriten und Neuriten an die tiefe Faserschicht. 10. Schicht der oberflächlichen optischen Fasern.

Das Tectum von *Acipenser* (182) besteht aus granulösen und molecularen Schichten. Die letzteren enthalten mittlere und oberflächliche Faserzonen und zerstreute Nervenzellen. Die Zellen können in fünf Typen gruppiert werden nach der Anordnung ihrer Dendriten und der Bestimmung ihrer Neuriten. Der erste Typus enthält vertikale fusiforme Zellen, die sich in der inneren cellularen Zone finden, und deren Dendriten sich reichlich in dem äusseren Teile des Tectums verzweigen. Ihre Neuriten sind vom Typus II und lösen sich im äusseren Drittel des Tectums auf. Die Zellen des zweiten Typus sind denen des ersten ganz ähnlich, nur dass ihre Neuriten lang sind und wahrscheinlich in die optischen Tracte eintreten, um zur Retina zu gehen. Die Dendriten beider Zellenarten lösen sich zwischen den Endverzweigungen der optischen Fasern auf. Der dritte Typus enthält nur wenige kleine Zellen im Torus longitudinalis, deren Neuriten sich der mittleren Faserschicht zugesellen. Sie sind wahrscheinlich schwach entwickelte Zellen des nächsten Typus, die wegen des Gedränges in jenem Teile des Tectums nicht zu kräftiger Entwicklung gekommen sind. Der vierte Typus enthält einige Zellen der inneren Zellenzone und die meisten Zellen der molecularen Zone. Sie sind sehr verschieden in Grösse und Gestalt, aber alle haben ihre dendritischen Erweiterungen in den mittleren Zonen des Tectums. Ihre Neuriten gehen alle entweder in die mittlere oder oberflächliche Faserzone und bilden gegebenen Falles Bahnen zu anderen Teilen des Gehirns (ausgenommen diejenigen, welche als Commissuralfasern zwischen den zwei Seiten des Tectums dienen). Die mittlere Zone, in der sich die Dendriten dieser Zellen auflösen, empfangen auch die Endverzweigungen der Neuriten der Zellen des ersten Typus und der eintretenden Fasern von anderen Gehirngebieten. Diese Zellen bilden daher besonders das sekundäre Centrum für die somatisch-sensiblen Nerven und vielleicht ein koordinierendes Centrum. Die Zellen des fünften Typus sind gering an Zahl, fusiform, haben eine oberflächliche Lage und sind tangential angeordnet.

Ihre Neuriten verbinden sich auch mit den Tracten, welche das Tectum verlassen. Die Zellen des Torus semicircularis lassen sich in Grösse und in der Verteilung ihrer Neuriten mit den Zellen des vierten Typus im Tectum vergleichen.

Der Tractus bulbo-tectalis, der aus den inneren Bogenfasern vom Acusticum und dem Kern des spinalen V. Tractes besteht, löst sich in den mittleren Zonen des Tectums auf. Die optischen Tracte lösen sich in der oberflächlichen Zone auf, und ein kleines Bündel geht um den lateralen Rand des Tectums herum, um in seinen hinteren Teil einzutreten. Ein Teil des optischen Tractes endet im Nucleus anterior des Thalamus. Drei Hauptbahnen treten aus dem Tectum aus. Der Tractus tecto-bulbaris ist der grösste. Er besteht aus den Fasern der mittleren und oberflächlichen Faserzonen, geht über die Aussenfläche des Mittelhirns nach der lateralen Fläche der Medulla herab und setzt sich nach dem Rückenmark fort. Ein Teil des Tractus geht nach der gegenüberliegenden Seite über in der Commissura ansulata. Seine Fasern geben Collaterale und Endverzweigungen an die ventro-lateralen Säulen der Medulla ab, und der Tract wird allmählich kleiner, bis er sich bald nach Eintritt in das Rückenmark verliert. Von demselben Ursprung wie der letzte Tractus und teilweise als Collateraläste aus seinen Fasern entstehend, geht der Tractus tecto-lobaris über die Seitenfläche des Mittelhirns hinab, geht teilweise durch die Commissura ansulata hinüber auf die gegenüberliegende Seite, um im Lobus inferior zu enden, teilweise nach vorn, um im Lobus derselben Seite zu enden. Ein kleines Bündel dieses Tractes kreuzt in der postoptischen Kreuzung. Dieses Bündel ist nicht so gross wie das entsprechende von Haller beschriebene. Zwei Bahnen entstehen im Tectum und enden im Cerebellum. Die erste ist kleiner und entsteht in der unmittelbaren Nachbarschaft der Zellen des Nucleus magnocellularis tecti, verläuft um den lateralen Rand des Tectums herum und tritt in das Cerebellum ein. Seine Fasern teilen sich T-förmig und verteilen sich an die Körnerschicht aller Teile des Körpers des Cerebellums. Diese Fasern können nicht von den Zellen des grosszelligen Dachkerns entspringen, wie Edinger (100) vermutet, weil im Lichte der Arbeit von Sargent (280) über Reissner's Faser diese Zellen so aufgefasst werden müssen, dass sie ihre Neuriten in die centrale Höhlung senden. Der zweite Tractus tecto-cerebellaris entsteht von allen Teilen des Tectums von den Faserschichten, welche die Bahnen nach den Lobi inferiores und der Medulla bilden, und verteilen sich beim Eintritt ins Cerebellum ohne regelmässige Anordnung zu allen Teilen der Körnerschicht.

Die *Commissura ansulata* in der Basis des Mittelhirns enthält die folgenden Elemente: Fasern, von den Commissuralzellen der ventrolateralen Säulen; dem *Tractus tecto-lobaris cruciatus*; dem *Tractus tecto-bulbaris cruciatus*; dem *Tractus bulbo-tectalis*; den Fasern des Endkerns der Bündel von Meynert; Bogenfasern vom *Acusticum*; Fasern von den *Acusticus-Zellen* von Goronowitsch; der Kreuzung von Meynert's Bündeln.

Die Resultate von Cajal bei Teleostiern und von Johnston bei Acipenser entsprechen einander vollständig. Alle von Cajal beschriebenen Typen von Zellen finden ihr genaues Gegenstück im Tectum von Acipenser, ausgenommen die kleinen sternförmigen Zellen des II. Typus in der fünften Schicht. Referent hat diese Zellen auf grund ihrer Funktionsverbindungen in Gruppen geordnet. Die Lage der Zellen wird als weniger wichtig betrachtet, da sie von der Länge der Wanderungsbahn vom Ventrikel abhängt. Die Zellen der ersten Gruppe entsprechen Cajal's Zellen des II. Typus in der zweiten, sechsten und neunten Schicht. Die Zellen der zweiten Gruppe entsprechen den centripetalen Zellen in Cajal's zweiter Schicht und im *Torus longitudinalis*. Die Zellen der dritten Gruppe finden sich nur im *Torus* bei Acipenser und werden verschieden gedeutet. Die Zellen der vierten Gruppe umfassen die grösste Zahl der von Cajal beschriebenen verschiedenen Zellen: die Zellen mit schlingenbildenden Neuriten und die sternförmigen Zellen der zweiten, vierten und fünften Schicht, die verticalen Zellen der fünften Schicht und die conischen Zellen der neunten; — alle diese Zellen schicken ihre Neuriten zur tiefen Faserschicht — und die horizontalen Zellen der fünften, sechsten, siebenten und neunten Schicht, deren Neuriten horizontal verlaufen.

Catois (59) teilt das Tectum der Selachier in sechs Schichten ein von innen nach aussen wie folgt: 1. Ependyma. 2. Granulöse Schicht, bestehend aus verticalen Zellen mit aufsteigenden und absteigenden Dendriten und mit für die Retina bestimmten Neuriten. 3. Tiefe Markfaserzone. Ein Teil ihrer Fasern geht vom Tectum a) zur hinteren Commissur, b) zur Medulla (*Tractus tecto-bulbaris et spinalis*) und dem *Nucleus lateralis mesencephalicus*. Andere Fasern treten in diese Zone des Tectums vom *Nucleus lateralis mesencephalicus* und vom *Thalamus* (*Tractus thalamo-tectalis*). 4. Centrale graue Zone, die dickste von allen. Sie enthält die Endungen von optischen Fasern und multipolare, horizontale und verticale Zellen, deren Neuriten in die tiefe Faserzone gehen. 5) Oberflächliche graue Zone, horizontale Zellen ent-

haltend, deren Neuriten ebenfalls horizontal verlaufen, und Zellen mit horizontalen Dendriten, deren Neuriten nach innen gerichtet sind.
 6. Oberflächliche Markfaserzone und optische Fasern.

Die Typen der hier beschriebenen Zellen sind identisch mit den von Johnston für Acipenser beschriebenen. Catois hat keine Zellen des II. Typus erwähnt. Die nahe Übereinstimmung zwischen den optischen Lappen der Selachier, Teleostier und Acipenser war zu erwarten. Die Übereinstimmung in den Resultaten der unabhängigen Untersuchungen von Cajal, Johnston und Catois legt nahe, dass die Unterschiede, welche in den Beschreibungen des Fischtectums von Fusari und Houser hervortreten, unvollständigen Imprägnationen oder irrtümlichen Beobachtungen zuzuschreiben sein möchten.

Catois folgt Sala in seiner Darsellung des Torus longitudinalis. Die Zellen des Torus semicircularis sind sternförmig; die des oberen inneren Teiles senden ihre Neuriten abwärts und rückwärts zur Commissura ansulata oder dem lateralen Längsbündel. Verschiedene Fasertracte werden erwähnt, von denen die folgenden am besten nachgewiesen sind: Fasern für die Verbindung mit dem Tectum, Fasern zum lateralen Längsbündel, Commissuralfasern zur Commissura posterior und Commissura ansulata, Endfasern, die vom Hypothalamus kommen.

Die Commissura ansulata besteht aus Fasern von der Medulla und dem Rückenmark, von den Tori semicirculares, vom Tectum, vom Hypothalamus und von der Basis des Mittelhirns. Die Commissura posterior wird in Verbindung mit dem Zwischenhirn als eine Commissur der optischen Centren beschrieben, die Fasern vom Tectum, dem Nucleus praetectalis und dem Corpus geniculatum empfängt. Die Wurzelfasern des III. Nerven erleiden eine teilweise Kreuzung.

Houser (175) findet bei Mustelus drei Schichten: die Schicht der oberflächlichen, mittleren und tiefen Nervenzellen. Seine tieferen Neuronen liegen ausserhalb der Körnerschicht van Gehuchten's und der Zellschicht Johnston's. Die verticalen Zellen des II. Typus und die centrifugalen Faserzellen scheinen in Houser's Präparaten nicht imprägnirt worden zu sein. Seine oberflächlichen Neuronen erscheinen in Bild und Beschreibung unbedeutend. Sie sind bipolar und horizontal und entsprechen wahrscheinlich den ähnlichen Zellen bei Acipenser. Die mittleren Neuronen gehören zum sternförmigen oder radiären Typus und haben kurze, in der tieferen Schicht endende Neuriten. Die Dendriten dieser Zellen bilden ein sehr zusammengesetztes Netzwerk, um die Endungen der optischen Fasern zu empfangen. Diese gehen

jedoch theilweise tiefer, um in das Stratum medullare profundum einzutreten, welches ferner die Neuriten der tieferen Zellen empfängt. Die tieferen Zellen sind vertical, fusiform, mit einem einzigen grossen Dendriten, welcher sich nicht reichlich verzweigt, aber sich beinahe zur Oberfläche des Tectums erhebt. Ihre Neuriten entstehen vom inneren Ende der Zellen, geben viele Collaterale ab und treten in das Stratum medullare profundum ein. Wenige sternförmige Zellen finden sich zwischen diesen typischen tieferen Neuronen. Das Stratum medullare profundum teilt sich, wo es den lateralen Rand des Tectums verlässt, in laterale und mediane Bündel, deren jedes sich in innere und äussere Fasciculi teilt. Die meisten Fasern kreuzen in der Basis des Mittelhirns. Das Stratum medullare profundum enthält Fasern vom Rückenmark und der Medulla, den Gesichtsnerven und den Zellen des Tectums. Houser bestätigt Sargent's Arbeit über den Dachkern und den Ursprung von Reissner's Faser. Mustelus stimmt mit den von Catois und von Johnston beschriebenen Fischen überein im Vorhandensein oberflächlicher horizontaler Zellen, im Verlauf der Neuriten der tieferen Zellen, in der Thatsache, dass der specielle Endkern der optischen Fasern aus Zellen des II. Typus besteht, und in der allgemeinen Anordnung der Faserbahnen. Die Lage der Zellen des Typus II und die Anordnung der Dendriten der tieferen Neuronen sind bei Mustelus etwas eigentümlich.

Referent ist hinsichtlich der allgemeinen Bedeutung des Tectums zu einer Ansicht gekommen, die von der von Houser vertretenen verschieden ist. »Das Tectum mesencephali liegt als eine bedeckende Kappe auf der centralen grauen Substanz, welche den Aquaeductus Sylvii umgiebt. Seine Lage hier ist höchst bedeutungsvoll, denn es stellt einen Zuwachs zu den altertümlicheren nervösen Gebilden vor, der durch die Entwicklung der lateralen Augen in der Gruppe der Wirbeltiere nötig wurde.« Die Structur des Tectums und seine Verbindungen mit anderen Hirnteilen zeigen, dass es älter ist als die lateralen Augen, und dass seine Hauptfunktion zum Hautsinn in Beziehung stand. Diese Ansicht wird sehr durch die Thatsache unterstützt, dass das Tectum bei Petromyzon, wo die Augen in primitivem Zustande und klein sind, gut entwickelt ist, obwohl der specifisch optische Apparat entschieden geringer ist als bei anderen Fischen. Die Natur giebt selber einen experimentellen Beweis, welcher diese Deutung ebenfalls unterstützt. Bei Amblyopsis (260), einem blinden Höhlenfisch mit degenerierten Augen, ist das Tectum durch den vollständigen Verlust der Schicht der optischen Fasern und des äusseren Teiles der tiefen Zellschicht reduziert worden,

während die Körnchenschicht dünner als bei anderen Teleostiern ist. Der äussere Teil der tiefen Zellenschicht entspricht der Schicht der optischen Zellen von Houser, während die Reduction der Körnchenschicht wahrscheinlich dem Verlust der Zellen zuzuschreiben ist, die den verticalen Zellen mit kurzen Neuriten bei *Acipenser* entsprechen. Da eine periphere Zellenschicht und das meiste der tiefen und granulösen Schichten persistiert, ist es klar, dass diese zum sekundären Centrum der somatisch-sensiblen Nerven gehören, wie bei *Acipenser* angegeben wurde. Da die somatisch-sensiblen Nerven älter als die Augen sind, müssen wir schliessen, dass das primitive Tectum zu diesen Nerven in Beziehung stand. Die Resultate der Entkernungsexperimente von Krause stehen mit dieser Ansicht auch im Einklang.

Im Tectum von *Petromyzon* (184) sind die Schichten wie bei *Acipenser* angeordnet, aber die Zahl der Zellen ist viel grösser im Verhältnis zum Umfang der Faserschicht. Die Zellen sind in zwei Gruppen, tiefe und oberflächliche, geteilt. Die tiefen Zellen schliessen die verticalen Zellen ein, die dem ersten Typus bei *Acipenser* entsprechen, aber wegen der geringeren Grösse und der diffusen Anordnung der optischen Bahnen nicht so hoch differenziert sind. Die übrigen tiefen Zellen schliessen die grössten, zahlreichsten und wichtigsten Elemente im Tectum ein. Die Zellen sind uni-, bi- oder multipolar mit dicken Dendriten, die in charakteristischer Weise horizontal angeordnet sind, nämlich parallel mit der *Membrana limitans interna*. Die Neuriten gehen von lateral gerichteten Dendriten aus, oft weit entfernt vom Zellkörper, und vereinigen sich zu einer grossen Bahn, die zu anderen Teilen des Gehirns geht. Diese Zellen entsprechen denen des vierten Typus von *Acipenser*. Die oberflächlichen Zellen sind teilweise horizontal wie die tiefen Zellen, teilweise conische Zellen mit nach innen gerichteten Dendriten, die, soweit bekannt, ihresgleichen nicht haben. Der *Tractus bulbo-tectalis* und *tecto-bulbaris* sind im wesentlichen bei *Petromyzon* und *Acipenser* gleich angeordnet. Ein kleinerer *Tractus tectolobaris* ist vorhanden. Der Dachkern war nicht wiedererkannt, obwohl Reissner's Faser vorhanden ist. Der Kern des III. Nerven hat zwei Teile, einen medialen und einen lateralen. Die Fasern des medialen Kerns gehen meist zur Wurzel der gegenüberliegenden Seite über, die des lateralen Kerns treten in der Wurzel derselben Seite aus. Ein grosser Teil der Zellen der centralen grauen Substanz, zusammen mit vielen der centralen grauen Masse des Zwischenhirns, dienen als Ursprungskern der hinteren Commissur. Die Fasern sind bei ihrem Ursprung ausserordentlich fein und werden dicker beim Näherkommen

an die Commissur oder nach der Kreuzung. Die Commissuralbahn verläuft abwärts und rückwärts, als ob sie für die motorischen Kerne der Medulla bestimmt wäre.

Übersicht über das Mittelhirn.

Das Mittelhirn kann am besten beschrieben werden als aus drei Regionen bestehend: der Basis, der centralen grauen Substanz und dem Tectum. Die Basis ist eine directe Fortsetzung des basalen Teils der Medulla oblongata. Sie enthält eine Fortsetzung der somatisch-motorischen Säule in den Kernen der III. und IV. Nerven und im somatisch-motorischen Fasciculus. Die Kerne von III und IV sind bisweilen getrennt, bisweilen bilden sie eine zusammenhängende Masse. Die Wurzelfasern von III kreuzen wahrscheinlich immer teilweise. Diese Kreuzung ist grösser bei *Petromyzon* als bei höheren Formen. Die IV. Nerven verlaufen immer dorsal durch die Seitenwände des Mittelhirns und kreuzen bei ihrem Austritt an der Dorsalfäche zwischen dem Tectum und Cerebellum. Der grösste Teil der Basalregion besteht aus kreuzenden Längsfaserbahnen, welche denen in der Basis der Medulla oblongata entsprechen, nämlich Ventrolateralbahnen von den Tractzellen, Bahnen vom Zwischenhirn zur Medulla oblongata und Bahnen von und nach dem Tectum. Die aufsteigenden Tracte zum Tectum sind aus inneren Bogenfasern von den somatisch-sensorischen Centren der Medulla und des Rückenmarks zusammengesetzt, welche entweder unmittelbar nach dem Austritt aus ihren Kernen kreuzen, oder nachdem sie nach vorn zur Basis des Mittelhirns gelangt sind. Fasern vom Vorderende des Acusticums und Cerebellums kreuzen direct in der Basis des Mittelhirns. Die absteigenden Tracte sind für die motorischen Kerne der Medulla und des Rückenmarks bestimmt. Die kreuzenden Bahnen bilden in der Basis des Mittelhirns eine besondere Schwellung der ventralen Commissur des Markes und der Medulla, die unter dem Namen der Commissura ansulata bekannt ist. Diese sehr komplizierte Commissur, welche nur in einigen wenigen Fällen analysiert worden ist, scheint beträchtlich in ihrer Zusammensetzung zu schwanken. Sie enthält einen Teil des Tractus tecto-bulbaris, den Tractus tecto-lobaris, einen Teil des sogenannten Bindearms und die Neuriten von Commissuralzellen. Dazu sind wenigstens bei einigen Formen Neuriten der Zellen des Endkerns der Meynert'schen Bündel vorhanden.

Gerade rostral und ventral zum Körper der Commissura ansulata liegt die Kreuzung der Meynert'schen Bündel, welche vom Nucleus

habenulae herabkommen. Diese Kreuzung ist verschieden beschrieben worden. Die Gegend rostral und ventral zur Commissura ansulata enthält eine grössere oder geringere Anzahl von Zellen, welche das Corpus interpedunculare bilden. Bei einigen Formen (Teleostiern, Säugern) ist dieser Körper reich an Zellen, bei anderen (Acipenser, Petromyzon) enthält es nur sehr wenige kleine Zellen. Wo das Corpus interpedunculare gross ist, sollen die Meynert'schen Bündel kreuzen und in diesem Kerne enden; wo das Corpus klein ist, gehen die Bündel nach ihrer Kreuzung dorsal aufwärts und enden zwischen den Zellen eines grossen Kernes, welcher den somatisch motorischen Fasciculus eine beträchtliche Strecke weit zwischen den III. und V. oder III. und VIII. Nerven begleitet. Dieser Kern ist bei den Formen, wo er beschrieben worden ist, viel grösser als das Corpus interpedunculare bei irgend einer Form. Es bleibt weiterer Untersuchung zu entscheiden, ob dieser Kern bei den Formen vorhanden ist, in denen das Corpus interpedunculare gross ist. Die Bestimmung der Neuriten vom Corpus interpedunculare ist unbekannt. Die Neuriten vom Endkern von Meynert's Bündel gehen bei Acipenser auf die gegenüberliegende Seite in der Commissura ansulata über und stellen wahrscheinlich weiter caudalwärts Verbindungen mit motorischen Kernen her.

Die centrale graue Substanz ist im Mittelhirn sehr gering an Masse. Spezielle Untersuchungen derselben wären nötig. Gegenwärtig ist bekannt, dass dieses Gebiet einige wenige Riesenzellen enthält, aus denen die Müller'schen Fasern bei Petromyzon entstehen, und dass bei derselben Form einige Zellen der eigentlichen centralen grauen Substanz Fasern nach der hinteren Commissur entsenden.

Das Tectum ist ein kompliziertes Gebiet, welches bei Fischen und Amphibien beträchtliche Verschiedenheiten aufweist. Zu beschreiben sind: ein centraler optischer Apparat, der Ursprungskern von Reissner's Faser, ein sekundäres Centrum für die somatisch-sensiblen Kerne, das Ganglion isthmi, ein Torus longitudinalis, ein Torus semicircularis und Faserbahnen. Der Centralkern der optischen Tracte liegt im Tectum und ist etwas kompliziert. Er bedarf weiterer Untersuchung, besonders durch experimentelle Methoden, um seinen Bau und seine Beziehungen klarzulegen. Die Zellen, welche die Endverzweigungen der optischen Fasern empfangen, zeigen bei Fischen deutlich mehrere konstante Eigentümlichkeiten. Ihre Dendriten gehen zum äusseren Teile des Tectums, wo sie einen dichten Plexus bilden, in welchem die optischen Fasern enden. Die Neuriten sind kurz und zerteilen sich im mittleren Gebiete

des Tectums zwischen den Zellen, welche die Bahnen zu anderen Hirnteilen entsenden. Die Lage der Zellen des optischen Kerns scheint zwischen der innersten »granulösen« Schicht und dem mittleren oder äusseren Teile des Tectums zu variieren, aber die Lage der Dendriten und der Charakter der Neuriten sind konstant. Diese letzteren sind die Züge, welche die Funktionen der Zellen bestimmen. Ihre Lage und Form werden bestimmt durch den Umfang ihrer Wanderung von der centralen Höhlung während der phylogenetischen und ontogenetischen Entwicklung des Tectums und durch die mechanischen Faktoren, die durch die Entwicklung der anderen Elemente des Tectums gegeben waren. Ausser diesen eben beschriebenen Zellen des Typus II enthält der optische Apparat Zellen des Typus I, deren Neuriten in die optische Faserschicht eintreten und zur Retina gehen. Sie sind vertikale fusiforme Zellen, welche in der innersten Zellschicht stehen, deren Dendriten nach aufwärts gehen und in den Plexus eintreten, welcher von den Dendriten der zuletzt beschriebenen Zellen gebildet wird. Die Ansicht, dass die centrifugalen Fasern alle vom Torus longitudinalis entspringen, ist wahrscheinlich irrig. Die Endverzweigungen der optischen Fasern sind nicht auf den äusseren Teil des Tectums beschränkt, sondern einige Fasern treten in die Bildung der tiefen Faserschicht ein. Die Beziehungen dieser Fasern sind unbekannt. Experimente und die Untersuchungen an blinden Höhlenfischen weisen auf eine Bestätigung dieser Schilderung, dass der optische Apparat nur gewisse bestimmte Elemente im Tectum einschliesst. Bei Entkernungsversuchen mit Fischen und bei blinden Formen degenerieren gewisse Teile des Tectums, und eine weitere Verfolgung dieser Untersuchungsweise wird uns wohl die genaue Anordnung des optischen Apparates klarer zeigen können. Durch diese Untersuchungen sind bereits das Vorhandensein und die Anordnung der centrifugalen Fasern und ihrer Ursprungszellen im Tectum nachgewiesen worden.

Bei Fischen geht ein kleiner Teil der optischen Tracte um den lateralen Rand des Tectums herum und tritt in seinen caudalen Teil ein. In diesem Teile ist eine besondere Ansammlung von Zellen vorhanden (nicht sehr deutlich) die den hinteren Corpora quadrigemina homolog ist. Bei Amphibien ist dieser Teil der optischen Tracte und der Kern grösser.

Der Nucleus magnocellularis tecti, von der Reissner's Faser entspringt, kann als ein besonderer Teil des optischen Apparates betrachtet werden, der funktionelle Bedeutung bei den niederen Wirbeltieren hat,

und bei den Embryonen aller Wirbeltiere gut entwickelt ist. Der Kern besteht aus grossen oder Riesenzellen, die um den dorsalen Teil des Aquäduces herum in der rostralen Portion des Tectums gelegen sind. Von jeder Zelle geht eine feine Faser aus, welche in die centrale Höhlung entweder direkt oder auf einem Umwege eintritt. Diese Fasern vereinigen sich zu einer einzigen Faser oder einem Faserstrang, der als Reissner's Faser bekannt ist und durch den Centralkanal zum caudalen Ende des Rückenmarks verläuft, wo er sich durch Zellen, die im Kanal liegen, mit den motorischen Elementen in Verbindung setzt.

Das sekundäre somatisch sensible Centrum bildet den grössten Teil des Tectums. Es besteht aus grossen Zellen von sehr verschiedener Form. Die Dendriten lösen sich immer in der mittleren Zone des Tectums auf, und die Neuriten treten in die mittlere und oberflächliche Faserschicht ein und gehen in die Bahnen zu anderen Teilen des Gehirns. Die Verteilung der Dendriten ist derartig, dass sie Reize sowohl von den kurzen Neuriten der oben beschriebenen optischen Zellen, als von den Endverzweigungen des Tractus bulbo-tectalis empfangen. Die Fasern, welche von diesen Zellen ausgehen, bilden den Tractus tecto-lobaris, den Tractus tecto-bulbaris und den Tractus tecto-cerebellaris. Diese Bahnen entspringen alle von der tiefen und der oberflächlichen Faserschicht. Der Tractus tecto-lobaris entsteht teilweise oder ganz in der Form von Collateralästen von den Fasern des Tractus tecto-bulbaris. Er geht zu den Wänden der Lobi inferiores, wobei ein grosser Teil desselben in der postoptischen Kreuzung und in der Commissura ansulata auf die gegenüberliegende Seite übertritt. Der Tractus tecto-bulbaris geht nach der latero-ventralen Seite der Medulla und entsendet Collateralen und Endverzweigungen zu den motorischen Centren der Medulla und des Rückenmarks. Er kreuzt teilweise in der Commissura ansulata. Der Tractus tecto-cerebellaris geht zu allen Teilen des Cerebellums.

Bei Selachiern, Teleostiern (?) und Amphibien ist ein besonderer Kern vorhanden, der am Rande des Tectums an seiner Verbindung mit dem Cerebellum entlang läuft, der Nucleus isthmi. Von ihm entspringt eine Faserbahn, welche wahrscheinlich mit dem Teil des Tractus tecto-lobaris, der in der postoptischen Kreuzung übergeht, homolog ist. Es ist wahrscheinlich, dass dieser Kern im wesentlichen ein Teil des eben beschriebenen sekundären, somatischen und optischen Centrums ist. Weitere Untersuchung mit der Absicht, diese Hypothese zu prüfen, würde den Charakter des Kerns klarer machen.

Dass der Torus longitudinalis eine besondere Bedeutung habe, ist noch nicht endgültig gezeigt worden. Sala und Catojs geben ihn als

die Ursprungsstelle der centrifugalen Fasern in den optischen Nerven an, aber wie Referent nachgewiesen hat, sind diese Fasern bei Wirbeltieren vorhanden, bei denen der Torus fehlt. Seine Gegenwart wird wahrscheinlich durch den Einfluss des oben beschriebenen Nucleus magnocellularis tecti veranlasst. Der Torus semicircularis ist wahrscheinlich ebenfalls ein Teil des sekundären Centrums und ohne besondere Bedeutung.

Ausser den erwähnten Faserbahnen muss die grosse dorsale Kreuzung genannt werden, welche die beiden Hälften des Tectums auf seiner ganzen Länge verbindet. Diese Kreuzung enthält wahrscheinlich echte Commissuralfasern zwischen den beiden Seiten des Tectums, aber es ist nicht bestimmt bekannt, ob die Fasern alle von dieser Art sind, oder ob sie teilweise kreuzende Fasern sind, bestimmt für andere Teile des Gehirns.

Einiges spricht dafür, dass das Tectum bei primitiven Wirbeltieren ein Teil der somatisch-sensiblen Säule war, der seine eignen Hautnerven hatte. Als ein Teil der somatischen Säule empfing es gekreuzte Verbindungsfasern von mehr caudalwärts gelegenen Segmenten dieser Säule. Diese Verbindungsfasern sind noch als Tractus bulbotectalis vorhanden, und der grösste Teil des Tectums funktioniert als ein sekundäres somatisch-sensibles Centrum. Die Entwicklung der lateralen Augen und ihre Verbindung mit dem Tectum führte zur Entwicklung eines besonderen optischen Apparates, welcher mit einem Teile der Elemente des somatisch-sensiblen Kerns verknüpft ist. Die Entwirrung dieser beiden Gebilde bei Fischen, wo sie enger mit einander verwoben sind als bei höheren Formen, wird sehr sorgfältige anatomische und experimentelle Untersuchung erfordern.

Das Zwischenhirn.

A. Der Epithalamus.

Da ein Referat über die Scheitelorgane in Band VII dieser Zeitschrift von Gaupp gegeben worden ist, will ich nur einen oder zwei Punkte, auf welche seitdem in der Litteratur hingewiesen worden ist, erwähnen. Braem (32) beschreibt einen Tractus pinealis, welchen er nicht ohne Unterbrechung vom Scheitelorgan nach der hinteren Commissur zu verfolgen konnte. Johnston (182) hat Fasern beschrieben, die bei Acipenser vom Zirbelstiel aus ungefähr gleichmässig in die beiden Nuclei habenulae gehen. Bei Petromyzon findet sich keine

Faserbahn von der Epiphyse nach dem Gehirn (184), sondern der Stiel der Epiphyse ist an seiner Basis ausserordentlich reduziert oder ganz verschwunden. Jedoch geht ein verhältnismässig grosser Tract von den fälschlich sogenannten Zirbelpolstern aus und endet in der Zellenmasse des linken Nucleus habenulae. Die Nervenzellmasse unter dem »Zirbelpolster«, von welcher der Tract entsteht, entwickelt sich aus dem linken Nucleus habenulae (335). Die genaue Beziehung der Zellen des unteren Epiphysenbläschens oder »Zirbelpolsters« zu dieser Zellmasse ist unbekannt. Die Gewebe, welche über der Epiphyse liegen, sind durch das Fehlen von Drüsen- und Pigmentzellen besonders modifiziert, so dass dieses Organ offenbar als ein lichtempfindliches Organ funktioniert. Studnička (311) hat in der Epiphyse von Petromyzon Sinneszellen beschrieben, die Zapfen und Stäbchen tragen.

Die Struktur der Nuclei habenulae bei Fischen ist von van Gehuchten (131) zuerst mit der Golgi-Methode untersucht worden. Er zeigt, dass sie aus einer Faserschicht bestehen, welche aus Fasern von den olfactorischen Centren zusammengesetzt ist, und aus einer dichten Masse birnförmiger Zellen, deren Neuriten die Meynertschen Bündel bilden. Im wesentlichen dieselbe Beschreibung wird von P. Ramon (51) für den Frosch, von Johnston (180) für Acipenser und von Houser (175) für Mustelus gegeben. Der allgemeine Verlauf der Meynertschen Bündel ist bei allen untersuchten Tieren derselbe, aber die Beschreibungen ihrer Endungsweise in der Basis des Mittelhirns weichen sehr von einander ab. Die klassische Beschreibung von Mayser (219), dass die beiden Bündel sich gegeneinander wenden und sich kreuzen, »wie wenn man die Finger beider hohlgemachten Hände zwischen einander steckt«, ist von van Gehuchten für die Forelle (131), von Edinger (94, 96, 95) für Selachier, Säuger und Reptilien, von Haller (144) für Salmo und von S. Cajal (54) und Kölliker (195) für Säugetiere wiederholt und bestätigt worden, während Goronowitsch (135) und Burckhardt (39) die Bündel nur zur Basis des Mittelhirns verfolgen konnten, ohne die Art und Weise ihrer Endung zu finden. Ahlborn (1) hat bei Petromyzon und Osborn (242) bei Cryptobranchus die Bündel sich nach ihrer Kreuzung eine kurze Strecke weit nach der Medulla hin fortsetzen sehen. Für eine eingehendere Erörterung der Litteratur wird der Leser auf die Arbeit über das Gehirn von Acipenser (182) verwiesen. Beim Stör (179, 180, 182) kreuzen sich die Bündel im Corpus interpedunculare, das nur sehr wenig kleine Zellen enthält, und gehen nach aufwärts, um in einem grossen Kerne zu enden, welcher an der Höhlung dorsal und lateral zum somatisch-

motorischen Fasciculus liegt. Ein kleiner Teil der Fasern setzt sich caudalwärts fort und tritt möglicherweise ins Cerebellum ein. Jetzt hält Referent diese Bestimmung für sehr zweifelhaft. Der Endkern erstreckt sich durch den grössten Teil des Raumes zwischen den III. und V. Nervenwurzeln. Die Neuriten von seinen Zellen gehen in der Commissura ansulata zur gegenüberliegenden Seite hinüber. Es mag bemerkt werden, dass Edinger und Wallenberg (101) gefunden haben, dass diese Bündel bei Vögeln im Nucleus rotundus und im Nucleus trapezius von Westphal und Münzer-Wiener enden.

Bei Petromyzon (184) ist die Ungleichheit zwischen dem rechten und linken Nucleus habenulae grösser als bei irgend einer anderen Form, insofern der rechte Kern und das rechte Bündel ganz bedeutend grösser als die linken sind. Auf der rechten Seite und möglicherweise auf der linken enthält das Bündel feine Fasern, die im Kern derselben Seite enden. Wenn die Bündel sich im Mittelhirn kreuzen, setzt sich ein grosser Teil jedes Bündels eine Strecke weit ohne Kreuzung fort. Jenseits des Punktes, wo Ahlborn diese Bündel verloren hat, findet eine zweite Kreuzung statt, und auf der rechten Seite setzt sich das viel grössere rechte Bündel noch darüber hinaus allein fort. Endlich geht es auf die linke Seite über und verliert sich allmählich nahe dem caudalen Ende der Medulla oblongata. Die Kreuzung scheint dieselbe Beschaffenheit zu haben wie bei Acipenser, und derselbe Endkern ist vorhanden, der sich von der III. zur VIII. Nervenwurzel erstreckt. Die Nuclei habenulae, die Meynertschen Bündel und ihr Endkern sind alle viel grösser als bei Acipenser.

Die obere Commissur soll, wie Catois (59) angiebt, ausser dem Tractus olfacto-habenularis, der von anderen Autoren angegeben wird, Fasern von den optischen Bündeln und echte Commissuralfasern zwischen den Nuclei habenulae enthalten.

B. Der Thalamus.

Bei Acipenser findet sich im dorsalen Teile des Thalamus ein zusammengesetzter Apparat, welcher einem Teile der Stria medullaris und der mit ihr vergesellschafteten Kerne der Säugetiere entspricht (180). Der Nucleus anterior liegt mehr oder weniger oberflächlich im dorsalen Teile des Thalamus und sendet seine Neuriten zum Corpus mammillare (98, 182). Bei Acipenser empfängt er optische Fasern. Bei Teleostiern (59) soll dieser Kern eine Bahn von den Lobi inferiores wie bei den Säugetieren (Cajal, Kölliker) empfangen und seine Neuriten im

Basalbündel zum Vorderhirn senden. Die übrige graue Substanz des Thalamus bildet verschiedene Kerne, welche sich bei den verschiedenen Gruppen von Fischen und Amphibien verschieden deutlich erkennen lassen. Der somatisch-motorische Fasciculus entsteht stets von einem besonderen Kern (98, 182), und eine zweite, besondere Zellanhäufung bei Acipenser dient als der Endkern einer Bahn von den Wänden des Saccus vasculosus. Der Rest der centralen grauen Substanz, welcher unter dem Namen Nucleus diffusus beschrieben wird, enthält das Äquivalent des Nucleus rotundus von Fritsch und dient als der Endkern für die Fasern vom Striatum (98, 175, 182). Ein Teil ihrer Zellen sendet Fasern aus, welche nach aufwärts gehen und im Tectum enden (98, 175). Nach Catois (59) empfängt dieser Kern auch Fasern vom Corpus geniculatum und sendet seine Neuriten entweder zum gegenüberliegenden Kern durch die postoptische Kreuzung oder zu den Lobi inferiores. Der Tractus tecto-lobaris (?) giebt bei seinem Durchgang durch die postoptische Kreuzung Collaterale an den Kern ab. Bei Selachiern (175) empfängt es Collateralfasern vom Tractus opticus und seine Neuriten haben centralen Verlauf. Bei Teleostiern (59) enden optische Fasern im Corpus geniculatum, im Nucleus praetectalis und im Nucleus anterior. Das Geniculatum besteht aus einer peripherischen Faserzone und einer centralen grauen Masse. Ein Teil der optischen Fasern endet im Geniculatum, ein Teil geht durch und giebt Collaterale an dasselbe ab. Einige Zellen des Geniculatum entsenden ihre Neuriten in die optischen Tracte, in denen sie zur Retina gelangen. Andere Fasern bilden Bahnen vom Geniculatum nach dem Nucleus praetectalis, der Commissura posterior, dem Tractus strio-thalamicus und dem Cerebellum hin. Fasern kommen vom Tectum und enden im Geniculatum. Das Geniculatum des Frosches (51) enthält die Endbäumchen der optischen Fasern, Dendriten der Zellen der centralen grauen Substanz und einige zerstreute Zellen.

Edinger (98) behauptet, dass der Nucleus praetectalis und der Kern der hinteren Commissur bei allen Wirbeltieren unterhalb der Säugetiere neben einander vorhanden sind. Er giebt keine Beschreibung, die zeigt, dass sie zwei verschiedene Kerne sind. Der Nucleus praetectalis bei Fischen (51) besteht aus Sternzellen, deren Neuriten teilweise durch die Commissura posterior zum Kern der andern Seite, teilweise zur Basis des Mittelhirns auf ihrem Wege zur Medulla oblongata gehen. Diese Beschreibung passt beinahe auf den Kern der hinteren Commissur, wie ihn Johnston bei Petromyzon (184) gefunden hat. Dieser Kern besteht aus einer grossen Anzahl Zellen in

der centralen grauen Substanz und einigen Zellen in der Molekularzone des Mittel- und Zwischenhirns, die dicht an dem rostralen Rande des Tectums liegen. Diese Zellen haben daher die Lage des Nucleus praetectalis bei anderen Formen, wie Edinger angiebt, und viele Zellen in derselben Gegend senden ihre Neuriten abwärts und caudalwärts, wie von Catois erwähnt wird. Die Thatsache, dass Mayer (216) und P. Ramon (49) Fasern beschreiben, die vom Tectum in die hintere Commissur eintreten, und dass Catois behauptet, dass die Commissur Fasern vom Nucleus praetectalis und vom rostralen Teile des Tectums enthält, weist darauf hin, dass es sich in allen diesen Beschreibungen um einen einzigen Kern handelt, welcher bei Petromyzon deutlich das Homologon des Kerns der hinteren Commissur ist, wie er von Kölliker (195) für Säugetiere beschrieben wird.

C. Der Hypothalamus.

David (85, 86) hat sehr unvollständige Beschreibungen der Zellen der Lobi inferiores von Ganoiden, Teleostiern und Petromyzon gegeben. Bei Acipenser (182) bestehen die Wandungen der Lobi inferiores aus einer dünnen kompakten Zellenzone, die der Höhlung zunächst gelegen ist, und aus einer Faserzone, die die äusseren vier Fünftel der Wandung einnimmt. Die Zellen sind buschartig, ihre Zellkörper liegen nahe der Höhlung, und die Dendriten breiten sich durch die Faserzone nach der Peripherie hin aus. Die Dendriten sind mit wohl entwickelten kölbchentragenden Dornen bedeckt, die für diese Zellen und für die im Epistriatum, sowie für einige im Tectum charakteristisch sind. Die Neuriten entspringen von den Zellkörpern oder den Basen der Dendriten, verlaufen nach aussen und wenden sich im äusseren Teile der Faserzone parallel mit der Oberfläche. Collaterale werden im vertikalen und horizontalen Teile ihres Verlaufes abgegeben. Die Fasern bilden Bahnen zur Medulla oblongata und zum Cerebellum, über die wir weiter unten berichten wollen. Die Wandungen des Corpus mammillare hängen mit denen der Lobi zusammen, sind aber dünner. Die Zellen sind klein und sehr unvollkommen entwickelt. Sie sind mit dem Ventrikel durch einen centralen Fortsatz verbunden, auf den zuerst van Gehuchten bei der Forelle hingewiesen, und den er als eine primitive Eigentümlichkeit centraler Nervenzellen erklärt hat. Die Zellen zu beiden Seiten der ventralen Mittellinie in den Lobi haben dieselben Eigenschaften wie diejenigen des eigentlichen Corpus mammillare. Die sehr feinen Neuriten von den Zellen dieser beiden Gebiete bilden eine aufsteigende Bahn nach dem Vorderhirn, den Tractus lobo-epistriaticus.

Der Bau der Lobi inferiores bei *Mustelus* (175) entspricht dem beim Stör, ausgenommen dass die Neuriten sich T-förmig teilen, anstatt sich nur horizontal zu wenden. Bei Teleostiern (51) sind ausser Zellen, die den für *Acipenser* oben beschriebenen ähnlich sind, oberflächliche Zellen mit nach innen gerichteten Neuriten und Zellen des Typus I und II vorhanden, die den mittleren Teil der Lappen einnehmen. Bei Selachiern neigen die Zellen dazu, sich in vordere und hintere Gruppen anzusammeln.

Bei *Petromyzon* (184) sind die unteren Lappen und das Corpus mamillare weniger stark differenziert als bei anderen Fischen. Die Zellen beider Körper haben dieselben Eigenschaften und zeigen ungefähr denselben Grad der Entwicklung wie die Zellen des C. mamillare bei *Acipenser*. Sie haben alle einen centralen Fortsatz, der sehr lang sein kann, und ihre Dendriten sind lang und schlank und ohne Dornen. Die Neuriten von beiden Teilen des Hypothalamus bilden Bahnen zur Medulla oblongata und zum Cerebellum und zu dem Epistriatum.

Die Hypophyse ist der Gegenstand vieler embryologischer und anatomischer Untersuchungen gewesen, die über die Grenzen dieses Artikels hinausgehen. Nur diejenigen Abhandlungen interessieren uns hier, welche Beiträge zu den nervösen Beziehungen dieser Organe enthalten. Burckhardt (38) findet den nervösen Anteil (*Saccus vasculosus*) bei Triton, *Salamandra* und *Ichthyophis* vorhanden, wo er in die dorsale Fläche des Drüsenanteils eingebettet und mit dem Hirn durch einen Faserstrang verbunden ist. Lundborg (214) behauptet, dass bei der Entwicklung des *Saccus vasculosus* »die Anlage, die anfangs aus einer einzigen Schicht runder, embryonaler Zellen besteht, allmählich so differenziert, dass sie aus zwei Zellschichten gebildet wird: die eine ist aus grösseren, kapselförmigen Zellen zusammengesetzt, die andere aus kleineren dreieckigen Zellen, welche zwischen den Kegelspitzen liegen«. Bickford (26) verwechselt vollständig Corpus mamillare, Hypophyse und *Saccus*, aber es ist interessant, dass sie Fortsätze, mutmaßlich von Nervenzellen, beschreibt, welche von dem C. mamillare zu den Schläuchen des *Saccus* verlaufen. Edinger (94) beschreibt ein Bündel grober (markhaltiger?) Fasern von dem dorsalen Teile des Zwischenhirns bei *Torpedo* und *Raja*, welche in dem rostralen Teile des Daches der Lobi inferiores kreuzen und in den *Saccus* eintreten. Sie enden mit feinen Fasern an der Oberfläche von soliden Epithelzellsträngen in der Hypophyse. Diese Stränge sind zweifellos geschlossene *Saccusschläuche*, ähnlich denen in *Acipenser*. Hier (182)

finden sich in dem den Saccus auskleidenden Epithel grosse Flimmerzellen, von denen Neuriten in Bündeln durch die Wandungen des C. mammillare gehen und in einen besonderen Kern in Thalamus in der Nähe des Kerns des somatisch motorischen Fasciculus enden. Ausser diesen Bündeln, welche den Saccus an seinem caudo-lateralen Rande verlassen, tritt ein anderes Bündel an seinem rostro-ventralen Rande ein, verzweigt sich an der Oberfläche seiner Schläuche und endet frei zwischen den Zellen seines Epithels. Diese Fasern kommen von der Gegend gerade hinter dem Chiasma. Dasselbe Bündel findet sich auch bei Petromyzon (184) und seine Ursprungszellen lassen sich in der centralen grauen Substanz des Thalamus gerade dorsal vom Chiasma nachweisen. Die Epithelzellen und centripetalen Bündel liessen sich bei Petromyzon nicht finden. Diese Gebilde werden so gedeutet, dass sie anzeigen, dass der Saccus etwas mit der Regulierung der Blutzufuhr und dem Drucke in der cerebro-spinalen Flüssigkeit zu thun hat.

D. Die Bahnen des Zwischenhirns.

Trotz zahlreicher Untersuchungen des Vorder- und Zwischenhirns bei niederen Wirbeltieren, die in den letzten Jahren veröffentlicht worden sind, bleibt noch viel zu thun, ehe die Zwischenhirnbahnen völlig verstanden werden können. Es soll hier eine kurze Übersicht über diese Bahnen gegeben werden, zugleich mit Erklärungen, welche die auf den vorhergehenden Seiten gegebenen ergänzen.

1. Meynertsche Bündel, der Tractus habenulo-peduncularis, der Fasciculus retro-reflexus.

2. Der Tractus Thalamo-mammillaris (98, 184) vom Nucleus anterior zum Corpus mammillare: der Tractus mammiilo-thalamicus (51) vom Corpus mammillare zum Nucleus anterior. Dieser Tract bedarf weiterer Untersuchung.

3. Der somatisch-motorische Fasciculus, der Fasciculus longitudinalis posterior oder dorsalis, von Zellen in der centralen grauen Substanz des Thalamus, welche gewöhnlich einen bestimmten Kern bilden (94, 98, 180).

4. Die hintere Commissur, von Zellen der centralen grauen Substanz des Thalamus und Mittelhirns wie bei Säugetieren (184). Die Bestimmung der Fasern ist bei keiner Form sicher bekannt.

5. Der Tractus thalamo-tectalis, von Zellen der centralen grauen Substanz des Thalamus (Nucleus rotundus) zum Tectum (98, 182, 175).

Eine genauere Kenntnis dieses Tractes ist sehr wünschenswert. Über seine eventuelle Funktion ist nichts bekannt und sehr wenig über seinen Umfang und die Lage und die Beziehungen seiner Ursprungszellen.

6. Der Tractus lobo-bulbaris et cerebellaris rectus et cruciatus (182, 184). Dies ist ein sehr grosser Tract, der von Zellen in allen Teilen des Lobus inferior entspringt. Die Fasern von dem caudalen Teile des Lobus senken sich caudalwärts und gehen als ein direktes Bündel teilweise zum Cerebellum und teilweise zur Medulla oblongata. Die Fasern von dem rostralen Teile des Lobus kreuzen nach der gegenüberliegenden Seite in der postoptischen Kreuzung und vereinigen sich mit den Fasern, die vom mittleren und caudalen Teile des Lobus nach dem Cerebellum und der Medulla gehen. Edinger's Tractus lobo-cerebellaris frontalis et caudalis (98) stellt einen Teil dieses Tractes dar.

7. Der Tractus mammillo-bulbaris (182, 184). Dieser entspringt aus den Zellen des Corpus mammillare und wendet sich direkt nach hinten durch die Basis des Mittelhirns zur Medulla oblongata. Der Tractus mammillo-peduncularis (98). Die Fasern vom Lobus inferior nach der Basis des Mittelhirns, die von Catois (51) erwähnt werden, stellen wahrscheinlich diesen Tract dar.

8. Der Tractus lobo-epistriaticus. Er ist ein Teil von Edinger's basalem Bündel des Vorderhirns (93, 131, 51, 28). Er entspringt von den Zellen des Lobus inferior und des Corpus mammillare und geht teils zum Epistriatum derselben Seite und teils durch die vordere Commissur zum Epistriatum der gegenüberliegenden Seite (182, 184). Bei Petromyzon verläuft der kreuzende Teil durch die postoptische Kreuzung.

9. Der Tractus thalamo-saccus und sacco-thalamicus (94, 180, 182).

10. Die postoptische Kreuzung. Die Erforschung der hinter dem optischen Chiasma gelegenen Kreuzungen ist noch höchst unbefriedigend. Die Versuche einiger Forscher, die Homologa der Meynertschen und Giddenschen Commissuren bei Säugetieren ohne irgendwelche sichere Kenntnis des Ursprungs und der Endungen der Fasern dieser Commissuren festzustellen, hat zu der grössten Verwirrung geführt, sowohl bezüglich des Thatbestandes selbst als auch der Nomenclatur. Für eine ausgedehntere Besprechung, als hier gegeben werden kann, verweise ich den Leser auf meinen Aufsatz über das Gehirn von Acipenser (182. S. 162—166). Viel Unklarheit ist dadurch verursacht worden, dass man versucht hat, die Bahnen nur bezüglich ihrer Lage am Kreuzungspunkte

zu vergleichen, ohne den Ursprung und die Endungen der fraglichen Tracte zu kennen. Die hinter dem Chiasma kreuzenden Tracte bei Fischen und Amphibien, deren Ursprung und Endungen bekannt sind, sind folgende:

a) Der Tractus tecto-lobaris (182, 184). Die Kreuzung dieses Tractes entspricht derjenigen, welche Edinger (94) bei Selachiern und Amphibien als *Decussatio transversa*, Haller (144) bei Selachiern und Teleostiern als oberen Teil der postoptischen Commissur, und Catois (51) bei Teleostiern als *Decussatio transversalis* bezeichnet.

b) Tractus pallii (175). Mantelbündel (94). Die Fasern dieses Tractes haben bei Selachiern ihren Ursprung in dem nervösen Mantel oder der wahren dorsalen Rinde. Er geht wahrscheinlich zu den Lobi inferiores (144, 59) oder zur Medulla (175). Edinger hat das Mantelbündel bei Selachiern und Amphibien als zum Tectum gehend beschrieben. Dieses Bündel ist bei Petromyzon, den Ganoiden und Teleostiern nicht vorhanden, weil die dorsale Rinde fehlt. Die Beschreibung von Tracten als Mantelbündel bei diesen Formen, wie sie durch verschiedene Forscher gegeben worden ist, ist irreführend.

c) Der Tractus lobo-cerebellaris et bulbaris (182, 184). Dieser ist bei Petromyzon und Acipenser bei weitem der grösste von den hinter dem Chiasma kreuzenden Tracten. Er ist bei andern Formen übersehen oder falsch gedeutet worden.

d) Der Tractus lobo-epistriaticus (184), der bei allen niederen Wirbeltieren von den Lobi inferiores und dem Corpus mammillare ausgeht, aber nur (?) bei Petromyzon in der postoptischen Kreuzung kreuzt.

e) Die wahre Commissur des Nucleus rotundus (?) (144, 59).

f) Die postchiasmatische Commissur, eine wahre Commissur zwischen den Ectomammillaria (59).

11. Andere Kreuzungen im Hypothalamus, deren Beziehungen nicht mit Bestimmtheit bekannt sind, sind: Die *Decussatio infundibuli* (94), die Commissur der centralen grauen Substanz bei Selachiern (94) und die *Decussatio praemammillaris* (182).

E. Übersicht über das Zwischenhirn.

Das Zwischenhirn stellt bei Fischen und Amphibien ein verhältnismässig konstantes Gebilde dar. Es enthält eine grosse Anzahl Kerne mit verschiedenen Funktionen, unter diesen sind sekundäre olfactorische Centren, primäre und sekundäre optische Centren, der Ursprungskern

des somatisch-motorischen Fasciculus, der Kern der Commissura posterior, besondere Kerne, die zum Saccus vasculosus in Beziehung stehen, und möglicherweise andere besondere Zellgruppen,

Der olfactorische Apparat umfasst die Nuclei habenulae, den Hypothalamus und einen Teil des Thalamus. Die Nuclei habenulae empfangen den Tractus olfacto-habenularis von den olfactorischen Kernen des Vorderhirnes, dessen Fasern mehr oder weniger vollständig in der oberen Commissur kreuzen. Der rechte Kern ist viel grösser als der linke, und das kommt, bei einigen Formen wenigstens, daher, dass eine grössere Anzahl Fasern im rechten Kerne enden. Der Kern vermittelt eine Verbindung mit den motorischen Centren der Medulla auf dem Wege der Meynertschen Bündel und ihrer zusammengesetzten Kerne, wie sie an anderer Stelle beschrieben worden sind. Der Nucleus habenulae empfängt auch Fasern von der Epiphyse.

Der Hypothalamus empfängt Fasern von den olfactorischen Kernen des Vorderhirns, den Tractus olfacto-lobaris, welche in jeder Weise denen des Tractus olfacto-habenularis ähnlich sind. Sie verteilen sich zu allen Teilen des Hypothalamus. Der Hypothalamus besteht aus zwei Kernen, den Lobi inferiores und dem Corpus mammillare, die bei Petromyzon beinahe identisch im Bau, aber bei höheren Fischen und Amphibien wohl differenziert sind. Bei Petromyzon sind die Zellen im ganzen Hypothalamus und bei höheren Fischen im Corpus mammillare mit centralen Fortsätzen versehen, welche die Höhlung erreichen und sonst sehr primitiv sind. In den Lobi inferiores der höheren Fische ist eine einzige Schicht von Zellen mit wohl entwickelten Dendriten vorhanden, welche mit charakteristischen, kölbchenträgenden Dornen versehen sind.

Die Neuriten der Zellen der unteren Lappen verlaufen zum Teile nach vorn und aufwärts und kreuzen hinter dem Chiasma, zum Teil aufwärts und rückwärts ohne Kreuzung. Die direkten und gekreuzten Bahnen verlaufen durch das Mittelhirn nahe bei einander und enden im Cerebellum und der Medulla oblongata, Tractus lobo-bulbaris et cerebellaris. Die Neuriten vom Corpus mammillare gehen teilweise zur Medulla: Tractus mamillo-bulbaris, teilweise zum Epistriatum: Tractus lobo-epistriaticus. Ein Teil dieser Bahnen kreuzt in der vorderen Commissur, ausser bei Petromyzon, wo die Kreuzung hinter dem Chiasma stattfindet. Ähnliche Kreuzungen eines Teiles des basalen Bündels hinter dem Chiasma sind in anderen Formen beschrieben worden, und es ist wahrscheinlich, dass dieser Tract zwei Kreuzungspunkte hat, und

dass bei verschiedenen Formen die eine oder die andere Kreuzung mehr hervortritt.

Die Lobi inferiores empfangen auch grosse Bahnen vom Tectum, direkte und gekreuzte, sodass sie als sekundäre Kerne sowohl für optische, wie olfactorische Eindrücke dienen. Über eine Trennung des olfactorischen und optischen Apparates im Hypothalamus ist nichts bekannt. Fasern von einem anderen primären optischen Centrum, dem Nucleus anterior, treten in das Corpus mammillare ein.

Die optischen Tracte treten in die Basis des Zwischenhirns ein, erleiden eine vollständige Kreuzung und enden in verschiedenen Kernen der gegenüberliegenden Seite. Die primären optischen Centren im Zwischenhirn zeigen bei den verschiedenen Gruppen von Fischen und Amphibien sehr verschiedenen Verhältnisse. Bei Cyclostomen lassen sich keine optischen Fasern finden, die im Zwischenhirn enden. Bei Selachiern ist ein deutliches Corpus geniculatum vorhanden, welches Collaterale von den optischen Fasern empfängt, und bei Teleostiern endet eine beträchtliche Anzahl von optischen Fasern in diesem Kern. Die Neuriten des Corpus geniculatum haben verschiedene Bestimmungen. Bei den Teleostiern empfängt das Genuculatum Fasern vom Tectum. Bei Ganoiden enden einige optische Fasern im Nucleus anterior, im dorsalen Teile des Thalamus. Dieser Kern sendet seine Neuriten zum Corpus mammillare. Bei Amphibien ist das Corpus geniculatum wohl entwickelt und empfängt eine grosse Menge optischer Fasern. Wie oben angedeutet, empfangen die Lobi inferiores und das Corpus mammillare Fasern von primären optischen Centren.

Die Lage des Ursprungskerns des somatisch motorischen Fasciculus im Thalamus ist verschieden, und bei einigen Formen soll er weiter caudalwärts nahe dem Kern des III. Nerven liegen. Der Kern ist manchmal sehr diffus, sodass man ihn nur durch Verfolgen der Neuriten der Zellen in den Fasciculus erkennen kann.

Der Kern der hinteren Commissur ist erst jüngst bei niederen Wirbeltieren bekannt geworden. Ein bestimmter Kern, homolog mit dem Kern dieser Commissur bei Säugetieren, findet sich bei Petromyzon, und bei anderen Formen bilden der sogenannte Nucleus praetectalis und vielleicht zerstreute Zellen in der centralen grauen Substanz nahe der Commissur und an der Grenze des Tectums den Ursprungskern der Commissur.

Der Saccus vasculosus dient wahrscheinlich als ein besonderer Apparat für die Regulierung der Erzeugung und des Druckes der cerebro-spinalen Flüssigkeit. Sein Epithel (Acipenser) besteht aus Stütz-

zellen (Ependyma?) und grossen Zellen mit grossen Flimmerbüscheln, von deren Basalenden Nervenfasern als deutliche Bündel nach oben durch die lateralen Wandungen des Corpus mammillare verlaufen und in einem besonderen Kern im ventralen Teile des Thalamus enden. Vom rostralen Teile des Thalamus entspringt gerade über dem Chiasma eine Faserbahn, welche durch den rostralen und ventralen Teil der Vorderwand der unteren Lappen hinabsteigt zu ihrer Verteilung an das Epithel des Saccus (Acipenser, Petromyzon). Der Apparat ist bei den Formen, von welchen diese Beschreibung genommen ist, noch nicht völlig verstanden, aber die Beschreibung wird teilweise genügend bestätigt, um es wahrscheinlich zu machen, dass ein ähnlicher Apparat bei allen Fischen und vielleicht bei allen Wirbeltieren vorhanden ist.

Die Zellen der centralen grauen Substanz des Thalamus empfangen Fasern vom Striatum und dienen so als Zwischenneuronen zwischen dem Vorderhirn und der Medulla. Diese Zellen bilden einen besonderen Kern, der zu den oben beschriebenen der hinteren Commissur und dem somatisch-motorischen Fasciculus hinzukommt und bei Teleostiern als der Nucleus rotundus von Fritsch bekannt ist. Es ist jedoch nicht sicher, ob eine Trennung zwischen den Zellen in der centralen grauen Substanz des Thalamus, welche Fasern vom Striatum empfangen, und denen, welche Fasern von den olfactorischen Kernen des Vorderhirns empfangen, existiert.

Vieles spricht dafür, dass das Zwischenhirn in der Phylogenie der Fische grosse Modifikationen erlitten hat. Erwähnt werden mögen: die Spurenhaftigkeit der dorsalen Anhänge; die Asymmetrie der Nuclei habenulae; die Variationen in der Grösse und das Stadium der Differenzierung des Hypothalamus; die Variationen in den Beziehungen der optischen Tracte zu dem Zwischenhirn bei Fischen und Amphibien; das Vorhandensein eines Paares spurenhafter Nerven bei den Selachiern, die vom Thalamus nahe seiner Vereinigung mit dem Mittelhirn entspringen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Verbindung der optischen Tracte mit dem Thalamus, die starke Entwicklung der sekundären olfactorischen Centren und möglicherweise die Asymmetrie der Nuclei habenulae Modifikationen des primitiven Zwischenhirns darstellen, die durch die Entwicklung der lateralen Augen und des Riechorgans veranlasst wurden. Es ist wahrscheinlich, dass das primitive Zwischenhirn ein Paar Hautnerven und ein Paar somatisch motorischer Nerven mit den zugehörigen centralen Bildungen hatte, und dass die wichtigsten Gebilde, die hinzukamen, der Kern der hinteren Commissur und das Zirbelauge oder -augen mit dem dorsal gelegenen Kernen waren, welche

seitdem in Verbindung mit dem olfactorischen Apparat zu den Nuclei habenulae geworden sind. Der Rest des Zwischenhirns bestand ursprünglich aus verbindenden Elementen, ähnlich den commissuralen und Tractzellen des Rückenmarks, welche das Material zur Entwicklung des sekundären olfactorischen Apparates geliefert haben.

Das Vorderhirn.

Das richtige Verständnis der Morphologie des Vorderhirns bei den niederen Wirbeltieren wurde von Rabl-Rückhard (255) durch die bekannte Arbeit über das Vorderhirn der Teleostier angebahnt. Das Folgende ist ein Auszug aus seiner Zusammenfassung:

1. Die sogenannten Hemisphären sind nur den Stammlappen oder der Insula Reilii (corpus striatum) äquivalent.

2. Das Pallium ist vorhanden, aber ist übersehen worden. Es wird durch die von der Pia bedeckte ependymale Membran dargestellt, welche genetisch mit den Wandungen des sekundären Vorderhirnbläschens identisch ist.

3. Die Höhlung des Vorderhirns muss Ventriculus communis genannt werden und steht in offener Verbindung mit dem Ventrikel der unteren und optischen Lappen.

4. Das Vorderhirn setzt sich nach vorn in die Riechlappen fort. Wo der olfactorische Tract lang ist, ist er ein geschlossenes Rohr mit einer lamellaren dorsalen Wand; ist der Tract kurz, so setzt sich der Tractus und Bulbus mit der dorsalen Epithelwandung in das Pallium des Vorderhirns fort.

5. Die Teilung des Vorderhirns in zwei lateral symmetrische Hälften wird nur in den Corpora striata angedeutet; der rudimentäre Mantel zeigt keine mediane Grube.

6. Piafalten, bedeckt mit Epithel, hängen in die Höhlung hinab und bilden echte Plexus chorioidei.

Das Fischvorderhirn ist hauptsächlich ein Reflexapparat.

Diese Auffassung des Vorderhirns der Teleostier ist von fast allen Forschern, welche sich mit dem Nervensystem der Fische beschäftigt haben, angenommen und auf andere Fische angewendet worden. Einige jedoch haben diese Deutung zurückgewiesen und sind Ahlborn's Auffassung gefolgt, dass das Pallium der höheren Wirbeltiere in den massiven nervösen Portionen des Vorderhirns der Fische zu erkennen ist und bei Petromyzon durch das Dach der lateralen Loben dargestellt wird. So betrachtet Beard die nervöse Substanz des Palliums als durch Wachstum

und Ausbreitung des basalen Teils des Vorderhirns entstanden, ganz wie die Seitenlinie von einer cephalischen Anlage aus wächst. Studnicka ist der Hauptvertreter dieser Doktrin in den letzten Jahren und hat zahlreiche Arbeiten veröffentlicht, in denen er für die Hypothese von Ahlborn eintritt. Im Anschluss an ihn beschreibt F. Mayer (218) das Vorderhirn von Petromyzon in diesem Sinne. Entgegnungen auf diese Arbeiten sind von Rabl-Rückhard und anderen veröffentlicht worden. Es kann hier nicht meine Absicht sein, diese Diskussion wiederzugeben, aber die Liste der Arbeiten für und wider findet sich im Litteraturverzeichnis. Es erübrigt noch, die einzige Spur zu erwähnen, die wir hinsichtlich des Schicksals des Palliums der Ganoiden und Teleostier haben. In dem Epitheldach des Vorderhirns von Acipenser (182) finden sich, weit weg von einer massiven nervösen Wandung, einige Nervenzellen und -fasern, welche nach der Golgi-Methode imprägniert worden sind. Die Fasern bilden ein kleines Bündel, welches über die cephalische Fläche des Palliums hinabgeht und ins Corpus striatum eintritt. Hier ist der Beweis, dass das membranöse Pallium der Ganoiden nervöse Substanz enthält, welche die Anlage der dorsalen Rinde der höheren Formen bildet. Obwohl eine grössere laterale Rinde im oberflächlichen Teile des Corpus striatum vorhanden ist, müssen die obigen Resultate als Beweis gelten, dass wenigstens ein grosser Teil der Rinde der höheren Wirbeltiere in situ von dem Material des membranösen Palliums des Fischvorderhirns sich entwickelt hat.

Koeppen (197) beschreibt bei Rana eine Commissur, welche die Hemisphären verbindet, und welche er mit dem Balken identifiziert. Die vordere Commissur empfängt die runden Bündel vom Thalamus und einen Teil der Bahn vom Tuber cinereum, welches hier kreuzt, um zu den Hemisphären zu gehen. Ein Teil der vorderen Commissur wird durch Fasern des olfactorischen Tractes gebildet.

Osborn (240) hat den Ursprung der Commissuren des Vorderhirns bei den niederen Wirbeltieren zu verfolgen versucht. Er beschreibt die Vorderhirn-Commissur bei Teleostiern in zwei Teilen, die eine die »Hemisphären« verbindend, die andere den Riechlappen, und sagt: »Gegenwärtig neige ich zu der Annahme, dass wir hier eine primitive Form des ganzen Commissurensystems der Hemisphären vor uns haben, welches somit den oberen und unteren Bündeln der Amphibien entsprechen würde«. Hinsichtlich der letzteren Gruppe sagt er: »Ein wichtiger Umstand ist, dass bei den Amphibien die Cerebralcommissuren hinter den Foramina Monroi liegen«, Es sind »zwei kompakte Bündel in derselben vertikalen Ebene vorhanden, das eine bildet einen Bogen

aufwärts nach dem Mantel zu, das andere abwärts in den Hirnstamm hinein«. »Das obere Bündel steigt in den medialen Hemisphärenwandungen aufwärts, bildet die hintere Grenze des Foramen Monroi und wendet sich dann nach vorn und überdacht das Foramen.«

Edinger's Arbeiten über das Vorderhirn von Fischen, Amphibien und Reptilien gehören zu den wichtigsten Beiträgen zu unserer Kenntnis dieses Teiles des Gehirns bei niederen Wirbeltieren. In seiner ersten Arbeit (93) beschreibt er das Vorderhirn von Ammocoetes, Selachiern, Teleostiern, Amphibien und Reptilien. Zwei Hauptteile lassen sich bei allen erkennen, ein basales Corpus striatum und ein dorsales Pallium. Das letztere ist nicht nervös bei Cyclostomen und Teleostiern, nervös bei allen übrigen Klassen, obwohl der caudale Teil nicht nervös bleibt und den Plexus chorioides bildet. Bei Ammocoetes findet sich eine grosse Einstülpung des Ventrikels im Vorderhirn und im Bulbus olfactorius. Am cephalischen Rande des Hirns ist eine olfactorische Commissur, die dorsal und ventral nur von Epithel bedeckt ist, und in der Lamina terminalis weiter ventral liegt die vordere Commissur (commissura interlobularis), welche Bündel nach dem Thalamus schickt. Bei Teleostiern ist eine mehr oder weniger deutliche Teilung des Corpus striatum in eine dorsale celluläre und eine ventrale faserige Portion vorhanden. Das Basalbündel entsteht aus drei Wurzeln, von dorsalen, lateralen und medianen Zellgruppen, geht dicht innerhalb des Opticus in das Zwischenhirn und erleidet dort unmittelbar nach seinem Eintritt eine Kreuzung. Seine Endung im Zwischenhirn ist bei Fischen nicht sicher festgestellt. Die vordere Commissur enthält Fasern, welche die Corpora striata verbinden, Fasern von der Gegend des olfactorischen Nerven und kreuzende Fasern, welche vom Zwischenhirn kommen. Das basale Vorderhirnganglion wird nur als Ursprungsstelle von Fasern, nicht als ein Glied in den Faserbahnen betrachtet. Bei Selachiern ist die bilaterale Symmetrie der Hemisphären und Corpora striata nicht deutlich ausgesprochen. Das Basalbündel hat auf seinem Wege nach rückwärts vom Corpus striatum eine Commissur oder Kreuzung, ehe es ins Zwischenhirn eintritt, und es verläuft teilweise zum Thalamus, teilweise zur Medulla. Das Mantelbündel entspringt von der dorsalen Mantelregion, geht nach der Basis des Vorderhirns hinab, kreuzt und verläuft gegen die Medulla hin. Die vordere Commissur verbindet die Corpora striata und die Riechlappen. Das mediale Bündel des Basalbündels kommt von der vorderen dorsalen Region. Das Amphibiengehirn hat eine eigentümliche starke Entwicklung des Mantels und geringe Grösse des Corpus striatum. Es liegt nicht in einer geraden

Linie zwischen dem Fisch- und Reptiliengehirn. Die Hemisphären sind in ihrem caudalen Drittel durch eine Brücke verbunden, die mehrere Commissuren enthält. Der Hinterhauptslappen tritt zum ersten Male in der Wirbeltierreihe auf. Möglicherweise ist eine Ammonshornanlage vorhanden in der dorso-medianen Region, die durch Fasern mit dem olfactorischen Gebiet verbunden ist. Das Basalbündel geht durch das Zwischenhirn nach der Medulla, giebt aber einen Teil seiner Fasern an die centrale graue Substanz des Thalamus und an das Infundibulum ab.

C. L. Herrick hat in einer Reihe Arbeiten (158—165) die Resultate seiner sorgfältigen und ergebnisreichen Untersuchungen veröffentlicht, sie sind jedoch leider beinahe unzugänglich wegen der Nomenclatur, die er anwendet. Er braucht die Namen aus der Anatomie des Menschenhirns, ohne indess klar zu machen, inwieweit er mit diesen Ausdrücken Homologien andeuten will. Die Pyramidenzellen, welche, wie er denkt, in den Mantel wandern können, sind die Epistriatumzellen. Er beschreibt einen Teil des Tractus olfactorius als Radix lateralis; den gekreuzten Teil des Tractus olfactorius nach dem Epistriatum als Radix mesalis; den caudalen Teil des Epistriatum als Hippocampuslappen und einen Teil der olfactorischen Commissur als Hippocampuscommissur; den Hauptteil der olfactorischen Commissur als Corpus callosum. Bei Teleostiern und Ganoiden findet er die beiden Teile des Basalbündels nach dem Thalamus und Hypothalamus. In der vorderen Commissur der Teleostier findet er drei Teile: eine echte Commissur, eine olfactorische Kreuzung und eine Basalbündelkreuzung. Bei Ganoiden wird die olfactorische Commissur Corpus callosum genannt. Der centrale Teil des Bulbus (Pes) wird als ein Teil des Cerebrums behandelt und die Behauptung wird aufgestellt, dass »wenn man den Pes olfactorii als eine Verlängerung des Prosencephalon betrachtet, die Radix mesalis (entalis) einfach ein vorderer Teil der Praecommissur ist«. Die ähnliche Behandlung des Reptiliengehirns durch Edinger (331) hat Referent an anderer Stelle kritisiert (184).

van Gehuchten (131) behauptet, dass die Zellen der Seitenlappen bei der Forelle alle multipolar sind und Neuriten entsenden, welche in das Basalbündel eintreten. Das Basalbündel enthält auch aufsteigende Fasern, welche die Interlobularcommissur bilden und zwischen den Zellen der anderen Seite enden. Die absteigenden Fasern des Basalbündels enden zum Teil im Infundibulum, von dem ein Teil der aufsteigenden Fasern entspringen.

Im Vorderhirn der Ganoiden (169, 182) lässt sich das Epistriatum vom eigentlichen Striatum dadurch unterscheiden, dass es ganz aus Zellen vom Typus II gebildet wird, deren Neuriten sich im Striatum auflösen. Diese Zellen hat van Gehuchten übersehen oder falsch gedeutet. Sie sind durch das Vorhandensein zahlreicher Kölbchen tragender Dornen an ihren Dendriten ausgezeichnet. Die Neuriten der Striatumzellen bilden einen Teil von Edinger's Basalbündel, des Tractus strio-thalamicus, welcher in der grauen Substanz des Thalamus endet und besonders in Beziehung steht zum Kern des somatisch-motorischen Fasciculus. Das Basalbündel enthält auch feine aufsteigende Fasern vom Corpus mammillare und den Lobi inferiores, welche im Epistriatum enden. Sie gehen nur teilweise zum Epistriatum der gegenüberliegenden Seite, teilweise enden sie auf derselben Seite, wo sie entspringen. Die Kreuzung der Basalbündel in der Nachbarschaft des optischen Chiasma, wie sie von Edinger für Teleostier beschrieben wird, findet sich nicht. Einem grossen Teil des Vorderhirns, welches von Edinger wenig beachtet worden ist, entspricht die Area olfactoria dieses Autors bei den Reptilien. Diese schliesst ein: compacte, oberflächlich am rostralen Ende des Vorderhirns gelegene Kerne, mehr zerstreute Zellen an der ventro-lateralen Fläche und den Nucleus thaeinae, welcher die Wandung des Recessus praeropticus bildet. Diese Kerne kommen besonders bei olfactorischen Impulsen in Betracht. Ein Teil der Neuriten bildet einen starken Componenten des Basalbündels und verläuft zu den unteren Lappen. Der Kern, welcher an der Verbindungsstelle des Bulbus olfactorius mit dem Vorderhirn der ventralen Mittellinie zunächst gelegen ist, entsendet seine Neuriten in einem besonderen Bündel, das dem medialen Bündel Edinger's bei Selachiern entspricht. Ein beträchtlicher Teil der Neuriten geht von jedem dieser Kerne dorso-caudalwärts durch das Epistriatum und den Thalamus und tritt in den Nucleus habenulae ein, wo sie auf die andere Seite hinüber gehen, indem sie die obere Commissur bilden; sie enden zwischen den Zellen der Nuclei habenulae. Allem Anscheine nach kreuzt ein beträchtlicher Teil des rechten Bündels nicht, sondern endet auf derselben Seite und so erklärt sich die grössere Ausdehnung des rechten Kernes. Die vordere Commissur enthält ausser den vom Zwischenhirn aufsteigenden Fasern grosse Mengen Fasern vom Bulbus olfactorius, welche im Epistriatum der anderen Seite enden. Endlich finden sich an der lateralen Fläche des Vorderhirns verstreute Zellen, deren Neuriten in der Commissura anterior auf die andere Seite übergehen und in schlanken Ästen zwischen den Zellen des Epistriatums enden. Diese Zellen entsprechen

ihrer Lage nach der Cortex lateralis der Reptilien (Edinger), und ihre Neuriten bilden die Pars corticalis der vorderen Commissur. Eine zweite Gruppe von Zellen, welche als zum Cortex gehörig betrachtet werden müssen, liegt im membranösen Pallium, und von ihr geht ein kleines Faserbündel nach abwärts nach dem Striatum über die rostrale Fläche des Palliums zwischen den olfactorischen Bulben. Die Zellen stellen wahrscheinlich den Cortex dorsalis dar und die Bahn ist möglicherweise der Tractus septo-mesencephalicus. Es mag hier noch erwähnt werden, dass dieser kleine Kern dort liegt, wo die dorsale Rinde bei den Formen erscheint, bei denen sie zuerst eine beträchtliche Grösse erreicht, nämlich bei den Selachiern.

Nach der Beschreibung von Catois (59) ist bei den Teleostiern das Striatum und Epistriatum im Bau nicht verschieden. Beide enthalten Zellen, deren Neuriten in das Basalbündel eintreten. Diese Zellen sind dieselben wie die von van Gehuchten für die Forelle beschriebenen. Zellen mit kurzen Neuriten finden sich nur im Striatum. Die Neuriten von der Area olfactoria und dem Nucleus thaeeniae verlaufen in verschiedenen Richtungen; nur die zum Nucleus thaeeniae gehenden sind bestimmt verfolgt worden. Ein Teil der Zellen dieser Kerne haben kurze Neuriten. Dass sowohl van Gehuchten wie Catois die Zellen des Epistriatums mit kurzen Neuriten nicht unterschieden haben, muss von der innigen Vermengung der Zellen im Striatum und Epistriatum bei den Teleostiern kommen.

Der Tractus olfactorius hat zwei Teile; einen äusseren zum Ausseenteil des Vorderhirns und nicht zur vorderen Commissur, und einen inneren, welcher zum Epistriatum geht und sich an der Commissur beteiligt. Der innere Teil soll Fasern enthalten, welche nach aussen gehen und im Bulbus olfactorius enden. Das Basalbündel verbindet das Vorderhirn mit dem Thalamus und Hypothalamus. Sein äusserer und dorsaler Teil besteht aus absteigenden Fasern, sein innerer und ventraler aus aufsteigenden. Der obere Teil der vorderen Commissur wird ausschliesslich von Fasern des Tractus olfactorius gebildet, der mittlere und untere von Fasern des Basalbündels. Bei Selachiern beteiligen sich die olfactorischen Tracte nicht an der vorderen Commissur, aber die Zellen der olfactorischen Kerne senden ihre Neuriten in der Commissur hinüber und herüber. Diese Zellen können dieselben wie die von Johnston unter dem Namen Cortex lateralis bei Acipenser beschriebenen sein. Der Tractus olfacto-habenularis entspringt vom Nucleus postolfactorius und Nucleus thaeeniae wie bei Acipenser.

Houser (175) hat die Zellen des Epistriatum und Striatum bei *Mustelus* beschrieben und bestätigt die vom Referent bei *Acipenser* erhaltenen Resultate. Sein Nucleus postolfactorius und Nucleus neuroporicus entsprechen dem lateralen und medialen Nucleus postolfactorius bei *Acipenser*. Er beschreibt Fasern, die von diesen Kernen nach den Nuclei habenulae gehen, aber er hat, wie es scheint, keine Bahnen nach dem Hypothalamus gesehen. Das Dach des Vorderhirns wird von einer nervösen Rinde gebildet, welche er »pallial eminences« nennt. Die Zellen der Rinde entsenden ihre Neuriten in einem besonderen Bündel, dem Tractus pallii oder Mantelbündel Edinger's, nach der Basis des Vorderhirns. Nach seiner Kreuzung im Zwischenhirn verläuft es nach der Medulla oblongata zu. Kleinere Zellen der Rinde entsenden Neuriten, welche innerhalb der Rinde derselben Seite enden, oder durch die Pallium-Commissur auf die gegenüberliegende Seite gehen können. Houser beschreibt und zeichnet auch Zellen, die er zu dem unter dem Namen Cajalsche Zellen in der Cortex der Säugetiere bekannten Typus stellt.

Das Vorderhirn von *Petromyzon* (184) hat eine grosse Modifikation der Form erlitten, die durch den Druck des Mundtrichters veranlasst wurde, welcher die olfactorischen Bulben und das Vorderhirn rückwärts gegen die Lamina terminalis und das Zwischenhirn zusammengeschoben hat. So haben sich scheinbare, seitliche Ventrikel gebildet, die von einer Rinde überdacht sind. In Wahrheit entsprechen die sogenannten Hemisphären nur der Area olfactoria der anderen Fische. Die ins einzelne gehende Beschreibung des Gehirns zeigt eine merkwürdige genaue Aehnlichkeit zwischen *Petromyzon* und *Acipenser*. Ein Teil des olfactorischen Tractus bildet eine olfactorische Commissur am rostralen Rande der Lamina terminalis und endet im Epistriatum. Der übrige olfactorische Tract geht zur Area olfactoria derselben Seite. Das Basalbündel besteht hauptsächlich oder gänzlich aus absteigenden Fasern von der Area olfactoria zum Hypothalamus, und vom Striatum zum Thalamus. Die aufsteigenden Fasern vom Hypothalamus kreuzen in der postoptischen Kreuzung und verlaufen direkt zum Epistriatum. Der Tractus olfacto-habenularis hat dieselben Beziehungen wie bei *Acipenser*. Ein Cortex ist nicht vorhanden. Die vordere Commissur ist klein, und ihre Zusammensetzung nicht sicher bekannt.

Edinger (329) findet beim Reptiliengehirn eine echte Ammonshornbildung, welche eine direkte Bahn vom Bulbus olfactorius empfängt, und von der ein Teil eng mit dem Striatum verbunden ist. Das, zusammen mit C. L. Herrick's Nidulus baso-occipitalis, deutet, wie

Herrick annimmt, darauf hin, dass die sekundären olfactorischen Centren nur allmählich sich auf das Rindengebiet übertragen. Edinger nimmt Bezug auf die Beschreibung unregelmässiger Zellschichten im Mantel von Amphibien von Oyarzun (243) und tangentialer Fasern von P. Cajal (51), auf eine solche von Zellen in der Protopterusrinde, welche nach Form und Anordnung den Zellen des Gyrus dentatus gleichen, und auf eine Beschreibung von Fasern vom Bulbus olfactorius, welche von Bellonci (22) bei Amphibien in den caudalen Teil der Rinde verfolgt worden sind. Deshalb glaubt Edinger es mit einer olfactorischen Rinde, wenn nicht thatsächlich mit einem Ammonshorn, zu thun zu haben.

P. Cajal (51, 49) ändert in seiner neueren Arbeit etwas die Deutung der Hauptgebiete des Vorderhirns des Frosches. Obwohl die frühere Arbeit Einzelheiten enthält, welche in der neueren nicht erscheinen, will ich mich hier auf den Inhalt der neueren beschränken. Der ventrale Winkel der lateralen und medialen Wandungen wird als eigentliches Striatum beschrieben, ein Teil der medialen Wand dorsal vom Striatum als Epistriatum, und die dorsale Hälfte der medialen Wandung als Septum. Die laterale Wand wird durch einen lateralen Vorsprung oder eine Verdickung der Zellschicht (*«région courbe»*) in eine dorsale und ventrale Portion geteilt. Die Beschreibung dieser Gebiete zeigt, dass der ventrale Teil der Area olfactoria der Fische und Reptilien entspricht, während der dorsale mit dem Septum zusammen die dorsale Rinde bildet. Am rostralen Ende der ventralen Portion, wo sie sich mit dem Bulbus olfactorius vereinigt, liegt eine besondere Zellanhäufung, welche Cajal Lobulus postolfactorius nennt, und welche den Nuclei postolfactorii der Fische entspricht.

Der Tractus olfactorius wird in vier Bündeln beschrieben.

1. Das Commissuralbündel geht durch den Lobulus postolfactorius und das Striatum und kreuzt im rostralen Teile der unteren Commissur.

2. Das laterale Bündel geht durch die ganze laterale Wand der Hemisphäre mit einer Neigung nach unten und innen, vermischt sich mit den *«péduncles»* und scheint am caudalen Ende der lateralen Wandung als Tractus cortico-habenularis (Tractus olfacto-habenularis von Edinger) wieder zum Vorschein zu kommen.

3. Der Tractus bulbo-occipitalis entspringt von dem inneren Teile des Bulbus olfactorius und verläuft nach der Occipitalrinde. Er wird von Cajal als mit dem Tractus olfactorius septi Edinger's äquivalent betrachtet. Es ist klar, dass, wenn dieser Tract dem Tractus olfactorius septi entspricht, er von der Area olfactoria und nicht vom Bulbus ent-

springen muss. Das ist auch der Fall in seiner Fig. XIII, in der die Bahn ihren Ursprung vom Lobulus postolfactorius zu nehmen scheint. Sie ist daher überhaupt kein Teil des Tractus olfactorius.

4. Die »Rindenstrahlungen« sollen vom Bulbus entstehen und nach aufwärts in die Rinde verlaufen. Die Beschreibung dieser Fasern ist ungenügend, und es ist möglich, dass sie zur selben Kategorie wie die zuletzt erwähnten gehören.

Der dorsale Teil der lateralen Wand des Vorderhirns besteht aus zellularen und molecularen Zonen. Die zelluläre Zone enthält: 1. Pyramidenzellen, deren Neuriten viele Collaterale abgeben und in die Schicht der Rindenfasern eintreten; 2. Zellen des Golgischen Typus II; 3. Zellen mit aufsteigenden Neuriten und vielen knötchentragenden Dendriten (Zellen von Martinotti). Die Molecularzone enthält: 1. Zellen von Martinotti; 2. kleine Sternzellen des II. Typus; 3. tangential Zellen mit fusiformen Körpern und langen, tangentialen Dendriten, deren Neuriten zur Schicht der Rindenfasern gehen, und 4. aberrante Pyramidenzellen. Die Zellen im ventralen Teile der lateralen Wand sind kleiner als die Pyramidenzellen, aber ihnen ähnlich, und ihre Verteilung ist unregelmässig. Ihre Neuriten gehen wahrscheinlich zu den Pedunculi.

Das Septum enthält: 1. den Pyramidenzellen ähnliche grosse Zellen. Ihre Neuriten geben rückläufige Collaterale ab, welche zwischen den Zellen einen Plexus bilden, und treten in den Tractus cortico-medialis oder in die Palliumcommissur ein; 2. runde Zellen mit vielen glatten, reich verzweigten Dendriten, deren Neuriten wahrscheinlich kurz sind. Diese Zellen sind sehr selten. 3. Tangentialzellen, deren Neuriten in den Tractus cortico-medialis eintreten. Der ventrale Teil der medialen Wand enthält: 1. Zellen, die ein wenig kleiner sind als die des Septums, und deren Neuriten nach dem Ventrikel zu gehen, nach abwärts verlaufen und in die olfactorische Commissur einzutreten scheinen; 2. sehr seltene Zellen des Typus II. Der basale Winkel enthält den Pyramidenzellen ähnliche Zellen, deren Neuriten in die Pedunculi oder in den Tractus cortico-medialis eintreten.

Der Tractus cortico-medialis ist ein grosses fächerförmiges Bündel welches den ganzen inneren und dorsalen Teil der Hemisphäre umschliesst. Seine Fasern kommen von den Pyramidenzellen des dorsalen Teiles der äusseren Wand, vom Septum, vom Epistriatum und vom basalen Winkel. Das Bündel verläuft ventro-caudalwärts und tritt in den Thalamus ein. Ein Teil seiner Fasern kreuzt mit denen des gegenüberliegenden Bündels, ventral und rostral zur olfactorischen

Commissur. Ein dünnes Bündel vom Hinterhauptsappen zum Thalamus verläuft an der inneren Seite des Tractus cortico-medialis.

Der commissurale olfactorische Tract soll nach Cajal von den grossen und kleinen Mitralzellen entspringen, in der unteren Commissur kreuzen und vermischt mit den Fasern des Tractus cortico-medialis in den Thalamus eintreten. In seiner Fig. XIII scheint das Bündel von der Area olfactoria zu kommen. Das würde anzeigen, dass es einem Teile der absteigenden Fasern von der Area olfactoria zum Thalamus bei Fischen entspricht; aber da diese Fasern, soweit bekannt, nicht kreuzen, scheint es wahrscheinlich, dass Cajal das mediale oder commissurale Bündel des Tractus olfactorius mit einem Teile des Tractus strio-thalamicus verwechselt hat. Der commissurale olfactorische Tract sollte seine Endung im Epistriatum haben. Der Tractus bulbo-occipitalis entspricht Burckhardt's Tractus hippocampi ad olfactorium bei Protopterus und Edinger's Tractus olfactorius septi. Er kommt von der Gegend des Lobulus postolfactorius und endet in der Occipitalrinde.

Die Commissura pallii bildet den Boden der interhemisphärischen Spalte und ist nur von Epithel bedeckt. Auf jeder Seite strahlt das Bündel zu den dorsalen, rostralen und occipitalen Teilen des Septums und der dorsalen Rinde aus. In der neueren Arbeit (49) wird diese Commissur als das Psalterium, und das ganze Gebiet, zu dem es geht, als das Ammonshorn angesehen. Die untere Commissur wird aus vier Bündeln gebildet, welche von vorn nach hinten wie folgt angeordnet sind: 1. die Kreuzung des Tractus cortico-medialis; 2. die Kreuzung von Fasern vom Epistriatum, welche dem Epistriatumbündel der Reptilien entspricht; 3. die olfactorische Kreuzung; 4. die Kreuzung des interpeduncularen oder unteren Rindenbündels. Einige Fasern dieses Bündels vereinigen sich mit dem Psalterium.

Cajal findet ein kleines Bündel, das vom caudalen Teile des Septums entspringt und in der Richtung auf das Corpus mammillare in den Thalamus hinein verläuft. Er betrachtet es als den echten Fornix longus. Der Tractus cortico-habenularis kommt vom ventralen und lateralen Teile der lateralen Hemisphärenwand. Der Tractus peduncularis erstreckt sich nach vorn durch den latero-ventralen Teil bis zum rostralen Ende der Hemisphäre und vermengt sich mit den Fasern des Tractus olfactorius. Er entsteht hauptsächlich von den Zellen des Striatums, aber einige Fasern kommen von der dorsalen Rinde durch die »région courbe« herab.

Fish (109) glaubt, dass das Callosum und der Fornix sich von der vorderen Commissur entwickeln, und dass die Entwicklung von dem

Wachstum des Cerebrums nach aufwärts und rückwärts und der Verschiebung der Lamina terminalis begleitet wird. Die vordere Commissur hat bei *Desmognathus* zwei Teile, einen olfactorischen und einen temporalen. Der Balken wird durch eine einzige Schicht Zellen von der vorderen Commissur getrennt. Seine Fasern gehen im Bogen aufwärts und vorwärts und helfen das Dach des Vorderhirns bilden.

King'sbury (188) weist darauf hin, dass der dorsale Teil der Vorderhirncommissur nicht ein Callosum sein kann, da er ohne eine Wanderung durch die Foramina Monroi nicht in die Lage des Säugtierbalkens gelangen kann.

Neumayer (236) beschreibt die Rinde von *Rana* als zweischichtig. Die moleculare Schicht enthält Dendriten und Neuriten von Pyramidenzellen und eine grosse Anzahl charakteristischer, bipolarer, horizontaler Nervenzellen und Cajalsche Zellen. Die zweite Schicht besteht aus Pyramidenzellen. Die Neuriten der Pyramidenzellen geben Collaterale an die Pyramidenschicht ab und gehen in die Molekularschicht. Einige Pyramidenzellen entsenden ihre Neuriten als Projektionsfasern.

Beim Salamander besteht die ganze Hemisphäre nach van Gehuchten (134) aus einer inneren granulösen und einer äusseren molecularen Schicht. Die Zellen sind gross und gewöhnlich unipolar und der einzige sich in die Molekularschicht erstreckende Fortsatz ist bedeckt mit kleinen knöpfchenträgenden Dornen. Die Neuriten werden zu absteigenden Fasern des Basalbündels und geben in der granulösen Schicht Collaterale ab. Der dorsale Teil des Basalbündels wird durch diese absteigenden Fasern gebildet, während der ventrale Teil aus aufsteigenden Fasern besteht, welche sich im basalen Ganglion verästeln. Die absteigenden Fasern lassen sich zur Medulla und beinahe bis zum Rückenmark verfolgen. Die Fasern der oberen Commissur sollen echte Commissuralfasern der Cerebralthemisphären sein, welche nichts als Collaterale zu dem Nuclei habenulae abgeben. Die Commissur wird für homolog mit der hinteren Commissur gehalten!

Die vortreffliche Darstellung des Gehirns des Salamanders von Bochenek (28) weicht in vielen Punkten von der des berühmten belgischen Forschers ab. Das Striatum schliesst die ventrale, einen Teil der lateralen und einen kleinen Teil der medialen Wand des Vorderhirns ein. Der rostrale Teil der Striatums ist die Area olfactoria. Ein Epistriatum lässt sich nicht unterscheiden. Die Rinde umfasst die dorsale und einen Teil der lateralen Wandung, während die mediale Wand oder das Septum als mit dem Ammonshorn äquivalent betrachtet wird. Eine Commissur liegt am rostralen Ende der Lamina terminalis,

und zwei liegen in der dicken Basis des Vorderhirns. Die Rinde besteht aus einer inneren Nervenzellschicht, die die Homologa der Pyramidenzellen enthält, und einer Molekularschicht mit einigen Zellen von associativem Charakter. Das Septum ist der dickste Teil der Rinde, aber die Zellschicht ist hier dünner als sonst. Grosse Zellen in der Molekularschicht entsprechen den von P. Cajal beschriebenen.

Das Basalbündel besteht aus aufsteigenden und absteigenden Fasern zwischen dem Striatum und dem Hypothalamus und aus absteigenden Fasern zum Thalamus und zur Medulla oblongata. Der Tractus olfactorius verteilt sich an die Area olfactoria, den caudalen Teil des Striatums, die laterale Rinde, wo sich seine Fasern mit den Tangentialfasern vermischen, an die occipitale Rinde und an die Gegend des Recessus praeopticus. Ein Teil der zuletzt genannten Fasern verläuft an der inneren Hemisphärenwand entlang und bildet die kleine Commissur in der Lamina terminalis, die übrigen gehen über die Lateralfläche der Hemisphäre. Ein Tractus olfactorius septi verläuft von der Area olfactoria und endet im Septum und in der occipitalen Rinde. Der Tractus olfacto-habenularis entspringt vom caudalen Teil des Striatums. Mit dieser Bahn verbindet sich der Tractus cortico-habenularis (ein Teil des Fornix), welcher hoch oben in der äusseren Hemisphärenwand entspringt. Beide Bahnen treten in die Bildung der oberen Commissur ein. Der Tractus septo-mesencephalicus entspringt in der oberen und vorderen Rindenregion, kreuzt den Tractus olfactorius septi und stösst zu dem Basalbündel, von dem er nicht unterschieden werden kann. Endlich läuft ein Tractus occipito-thalamicus von der Occipitalregion zum Thalamus.

Ausser der oben erwähnten olfactorischen Commissur werden vier Bündel in dem Commissuralsystem beschrieben. Das stärkste von ihnen wird die wahre vordere Commissur genannt, aber Ursprung und Endung der Fasern wird nicht angegeben. Die Commissura pallii läuft um den caudalen und dorsalen Rand des Foramen Monroi und kreuzt am Boden des Ventrikels dorsal zur vorderen Commissur. Vor ihrem Kreuzungspunkte stösst die Commissura corporis striati zu ihr, welche von dem unteren Teile der inneren Hemisphärenwand kommt, die der Forscher dem Striatum zurechnet. Eine teilweise Kreuzung des Basalbündels ist vorhanden, aber ihre Lage wird nicht beschrieben. Aus den Figuren geht hervor, dass sie einen Teil der vorderen Commissur bildet, wie es bei den Fischen der Fall ist. Wie diese Commissur im übrigen gebildet wird, ist ein Gegenstand grossen Interesses und soll weiter unten besprochen werden.

Der Bulbus olfactorius.

Die oberflächliche Zone der olfactorischen Fasern im Bulbus olfactorius von *Rana* (51) enthält kleine Nervenzellen, die sich mit den kleinen Mitralzellen der Säugetiere vergleichen lassen. Unter dieser Zone liegen die Glomeruli olfactorii, deren jeder eine wechselnde Zahl peripherer Fasern empfängt. Die Mitralzellen sind ohne regelmässige Anordnung in der Zone der Glomeruli verteilt. Jede Mitralzelle hat verschiedene, weit ausgedehnte Dendriten, deren Äste sich in den Glomeruli zerteilen. Die Neuriten dieser Zellen bilden zwei Bündel, ein inneres, welches zur vorderen Commissur geht, und ein äusseres, welches sich am caudalen Rande des Bulbus olfactorius nach aussen wendet und sich in den lateralen Fasciculus im Vorderhirn fortsetzt. Innerhalb der Schicht der Mitralzellen liegt eine Faserschicht, die aus den Neuriten grosser und kleiner Mitralzellen zusammengesetzt ist und die inneren und äusseren Wurzeln des Tractus olfactorius bildet. Die granulöse Zone nimmt den ganzen Raum zwischen den Mitralzellen und dem Ventrikelepithel ein. Die Körnchen sind kugelige Zellen mit gewöhnlich zwei Fortsätzen, welche durch das Vorhandensein kleiner Dornen bestimmt charakterisirt sind. Diese Fortsätze »sind nach der Peripherie zu gerichtet und liegen mit ihren Endigungen der Oberfläche der Glomeruli dicht an, ohne in das Innere einzudringen. Es muss hervorgehoben werden, dass, da die granulöse Schicht viel weiter als die anderen ausgedehnt ist, sich eine Anzahl dieser Elemente findet, welche keine Beziehung zu den Glomeruli hat, da sie ausserhalb des Verbreitungsgebietes der olfactorischen Fasern liegt. Es ist bekannt, dass diese Körperchen keine Achsencylinder haben. Trotz dieses Mangels müssen sie als wichtige anatomische Factoren in der Zusammensetzung der Riechlappen aufgefasst werden, wenn wir uns vergegenwärtigen, dass sie bei allen Wirbeltieren vorhanden sind und ihre eigentümlichen morphologischen Charaktere bewahren.«

Johnston hat eine Darstellung des Bulbus olfactorius gegeben (179, 182), die in einigen wichtigen Punkten von der früherer Autoren abweicht. Die olfactorischen Fasern, die Glomeruli und die grossen und kleinen Mitralzellen haben dieselben Charaktere wie bei höheren Wirbeltieren. Die Zellen jedoch, welche die granulöse Zone bilden, zeigen alle Eigentümlichkeiten echter Nervenzellen und können deshalb nicht direct mit den granulösen Zellen der Säugetiere verglichen werden, deren nervöse Natur zum wenigsten zweifelhaft ist. Die Zellen bei *Acipenser* sind sehr zahlreich und zeigen verschiedene charakteristische

Formen, Spindelform, Sternform, fusiforme Gestalt u. s. w. Ihre Dendriten sind mäßig reich verzweigt und haben in manchen Fällen eine sehr weite Ausdehnung. Ihre Äste enden nach längerem oder kürzerem Verlauf, während dessen sie verhältnismäßig glatt und gleichmäßig im Durchmesser bleiben, stets in der Zone der Glomeruli. In den meisten Fällen dringen diese dendritischen Verzweigungen direct in die Glomeruli ein und enden in Berührung mit den Endverzweigungen der olfactorischen Fasern. In anderen Fällen bilden die Dendriten eigene kleine und einfache Glomeruli, in welche olfactorische Fasern eintreten. Die fraglichen Zellen haben alle Neuriten, welche sich leicht mit Silber imprägnieren. Diese Neuriten sind im Tractus olfactorius in Gemeinschaft mit den Neuriten der Mitralzellen nach dem Vorderhirn gerichtet. Es ist unmöglich, die zwei Gruppen von Fasern zu unterscheiden, wenn sie die olfactorischen Kerne des Vorderhirns erreichen. Verfasser betrachtet die Zellen der granulösen Zone, welche er auch beim Frosch und bei Petromyzon (siehe unten) gefunden hat, als teilweise einigen Mitralzellen der Säugetiere homolog, teilweise den granulösen Zellen äquivalent. Die letzteren sollten bei Säugetieren neu untersucht werden, um die Frage nach ihrer nervösen Natur zu entscheiden. Der Tractus olfactorius verteilt sich an der Area olfactoria und dem Nucleus thalamicus derselben Seite und vermittelt einer teilweise getrennten Portion der vorderen Commissur an dem Epistriatum der anderen Seite.

Catois (59) findet im Bulbus olfactorius der Teleostier Mitralzellen, die von P. Cajal bei Batrachiern und Reptilien beschriebenen oberflächlichen Zellen, die von Johnston für Acipenser beschriebenen sternförmigen und fusiformen Zellen und kleine Mitralzellen. Alle diese geben Dendriten an die Glomeruli ab und dienen als olfactorische Neuronen der zweiten Ordnung. Er neigt dazu, die Körnchen als verschobene Ependymazellen zu betrachten, und dabei folgt er Kölliker, van Gehuchten und Martin. Die von Johnston beschriebenen Zellen mit kurzen Neuriten sind associativ. Catois beschreibt (58) im Tractus olfactorius einen Tractus bulbo-corticalis zum lateralen Teil des Vorderhirns, einen Tractus bulbo-epistriaticus, welcher sich an der vorderen Commissur beteiligt, und centrifugale Fasern, die im Striatum entstehen und zwischen den Dendriten der Mitralzellen enden. Bei der Untersuchung der Entwicklung der Zellen des Bulbus olfactorius der Selachier findet Catois (56) grössere und kleinere Zellen, die sich offenbar im Zustande der Differenzierung und Wanderung von der Nachbarschaft der centralen Höhlung nach der Peripherie befinden, aber die

Glomeruli noch nicht erreicht haben. Er glaubt, dass sie olfactorische Neuronen der zweiten Ordnung sind, die zu ihrer definitiven Lage wandern.

Bochenek (28) bemerkt, dass beim Salamander der Bulbus olfactorius und die Lobusrinde, die Eddinger bei Reptilien unterschieden hat, nicht unterschieden werden können. Die Fasern des Tractus olfactorius entspringen von den Mitral- und den Körnchenzellen und bilden drei Bündel: a) die Radiatio olfactoria zur Area olfactoria, zum caudalen Teil des Striatums, zur tangentialen Faserschicht der lateralen Rinde und zur occipitalen Rinde; b) den Tractus olfacto-commissuralis, welcher durch die olfactorische Commissur zum Recessus praeopticus verläuft; und c) den Tractus olfacto-diencephalicus, welcher direkt nach derselben Stelle geht.

Bei Petromyzon (186) hat der Bulbus olfactorius eine sehr primitive Ausbildung. Eine scharfe Trennung in Zellen- und Faserschichten ist nicht vorhanden. Das Auffallendste ist, dass die Mitralzellen sehr schwach entwickelt sind. Die einzigen Elemente, die man als echte Mitralzellen ansehen kann, sind sehr gering an Zahl, aber wenig grösser als die anderen Zellen, und haben sehr unbestimmte glomeruläre Dendriten. Die grosse Mehrzahl der Zellen liegt in der inneren (granulösen) Zone, und ihre Dendriten zerteilen sich in weit getrennten Teilen der glomerulären Zone. Diese Zellen lassen sich gut imprägnieren und »in fast jedem kleinsten Teile der Glomerulischicht sind ihre dendritischen Verzweigungen aufs engste verwoben und sehr zahlreiche kleine Äste treten in die Glomeruli und enden dort. Diese Zellen sind daher die Hauptelemente für die Aufnahme olfactorischer Reize«. Die Neuriten dieser Zellen bilden zusammen mit denen von den wenigen Mitralzellen den Tractus olfactorius, welcher zum Teil zur Area olfactoria und dem Nucleus thaeinae (?) derselben Seite, zum Teil zum Epistriatum der anderen Seite durch die olfactorische Commissur am rostralen Ende der Lamina terminalis geht.

Übersicht über das Vorderhirn.

Das Vorderhirn der Anamnier besteht ursprünglich aus dem Bulbus olfactorius, dem Striatum, dem Epistriatum, der Area olfactoria und den zugehörigen Faserbahnen. Zu diesen kommt bei den Selachiern, Ganoiden und Amphibien eine besonders differenzierte Region, die sich einem Teile der Rinde der höheren Formen mit ihren zugehörigen Bahnen vergleichen lässt.

Der Bulbus olfactorius empfängt die Fasern des olfactorischen Nerven, welche in den Glomeruli enden. Bei Fischen und Amphibien (Johnston, Catois, Bochenek) liefern verschiedene Zellkategorien Dendriten für die Glomeruli. Bei den niedrigsten Formen ist eine geringe Differenzierung in der grossen Zahl der Zellen im Bulbus vorhanden, obwohl sich die Mitralzellen bereits unterscheiden lassen. Bei höheren Fischen sind grosse und kleine Mitralzellen, sternförmige, fusiforme, granulöse und spindelförmige Zellen und Zellen des Typus II vorhanden. Ähnliche Zellen sind wahrscheinlich vorhanden beim Frosch (P. Cajal, Johnston) und bei Reptilien (Edinger) und beim Salamander senden die Körnchenzellen Neuriten im Tractus olfactorius nach dem Vorderhirn. Von allen diesen Zellen muss man annehmen, dass sie sich von der verhältnismässig undifferenzierten Zellenmasse des Bulbus olfactorius ableiten. Die Zellen haben gleichzeitig mit ihrer Wanderung weg von der centralen Höhlung eine Spezialisierung erfahren. Diejenigen, welche zuerst wanderten, sind die grössten und bedeutsamsten geworden. Viele von den grossen sternförmigen Zellen bei niederen Fischen sind auf dem Wege zu dem Zustande der Differenzierung und funktionellen Bedeutung, der durch die Mitralzellen dargestellt wird. Bei Amphibien und Reptilien geht die Differenzierung weiter und bei Vögeln und Säugetieren hat ein grosser Teil der Zellen eine oberflächliche Lage erreicht und sich in grosse und kleine Mitralzellen entwickelt, während zahlreiche andere Zellen, welche nahe der Höhlung geblieben sind, ziemlich gleichen Charakter angenommen haben und als Körnchenzellen bekannt sind. Neuriten haben sich an diesen Zellen bei höheren Tieren nicht finden lassen, und es ist möglich, dass, da sie keinen höheren Grad der Differenzierung und funktionellen Bedeutung erreicht haben, ihre Neuriten und ihr nervöser Charakter verloren gegangen sind.

Bei niederen Wirbeltieren dienen alle Zellen des Bulbus als olfactorische Neuronen der zweiten Ordnung. Ihre Neuriten gehen im Tractus olfactorius zur Area olfactoria und dem Epistriatum des Vorderhirns. Die für das Epistriatum bestimmten Fasern kreuzen in der Lamina terminalis, entweder in der vorderen Commissur oder in einer getrennten olfactorischen Commissur.

Die Area olfactoria schliesst periphere Zellanhäufungen in den rostralen und lateralen Teilen des Vorderhirns und die Zellen des Recessus praeopticus ein, die als Nucleus thaeoniae bekannt sind. Die Neuriten dieser Zellen verlaufen entweder zum Hypothalamus oder zum Nucleus habenulae. Jene bilden den Tractus olfacto-thalamicus, diese

Fig. 8.

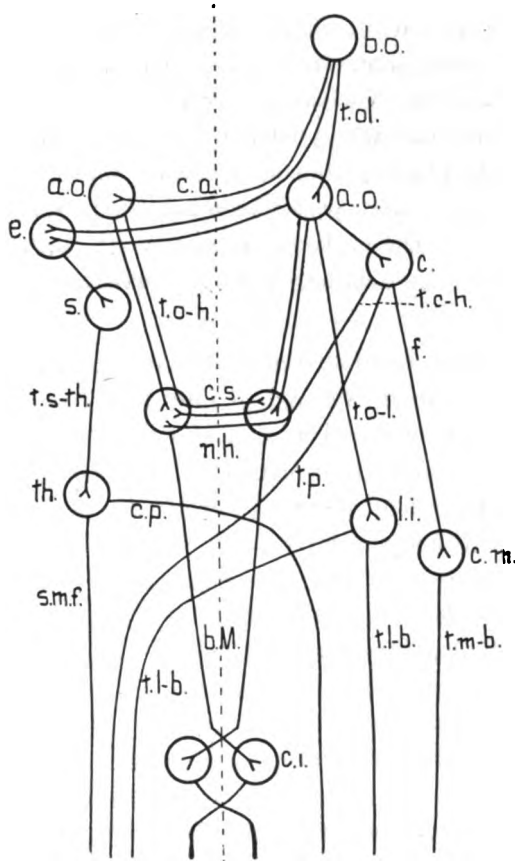


Fig. 8.

Skizze des centralen olfactorischen Apparates. Die punktierte Linie zeigt die Mittellinie an, nur diejenigen Centren und Bahnen sind eingetragen, welche vom Bulbus olfactorius einer Seite kommende Impulse empfangen und weiter befördern dürften.

- | | |
|---|--|
| a. o. Area olfactoria, incl. Recessus praeropticus oder Nucleus thaeinae. | f. Fornix longus. |
| b. M. Meynert'sche Bündel. | l. i. Lobus inferior. |
| b. o. Bulbus olfactorius. | n. h. Nucleus habenulae. |
| c. Cortex. | s. Striatum. |
| c. a. Commissura anterior, | s. m. f. Somatisch motorischer Fasciculus. |
| c. i. Corpus interpedunculare und andere Kerne der Meynert'schen Bündel, | t. c. h. Tractus cortico-habenularis. |
| c. m. Corpus mammillare. | th. Thalamus. |
| c. p. Commissura posterior. | t. l-b. Tractus lobo-bulbaris. |
| c. s. Commissura superior (habenularis). | t. m-b. Tractus mammiilo-bulbaris. |
| e. Epistriatum. | t. o-h. Tractus olfacto-habenularis. |
| | t. ol. Tractus olfactorius. |
| | t. p. Tractus pallii. |
| | t. s-th. Tractus strio-thalamicus. |

den Tractus olfacto-habenularis. Einige Zellen der Area olfactoria schicken ihre Neuriten zum Epistriatum der gegenüberliegenden Seite. Wie sich unten zeigen wird, bilden diese Zellen die laterale Rinde. Der rostrale Teil der Area olfactoria enthält eine besondere Zellanhäufung, welche bei Fischen als Nucleus postolfactorius bekannt ist und beim Frosch von Cajal Lobulus postolfactorius genannt worden ist. Bei Selachiern und Amphibien, bei denen eine echte dorsale Rinde entwickelt ist, entsendet dieser postolfactorische Kern einen Tractus olfacto-corticalis zur Rinde. Dieser Kern muss deshalb nach seiner Lage und seinen Faserverbindungen mit dem Lobus olfactorius des Menschen verglichen werden.

Das Epistriatum ist der innere dorsale Teil des Corpus striatum, welcher bei Cyclostomen, Ganoiden und Selachiern leicht von dem eigentlichen Striatum unterschieden werden kann, aber bei Teleostiern und Amphibien nur undeutlich von dem Striatum getrennt ist. Es besteht aus Pyramidenzellen, die überall durch die nach der Peripherie gerichteten Dendriten ausgezeichnet sind, welche eine Menge kurzer geknöpfter Dornen tragen. Die Neuriten dieser Zellen treten an ihren Enden zu den Zellen des Striatums in Beziehung und ihre Länge hängt von der allgemeinen Anordnung der Teile ab. Ausser den Fasern des Tractus olfactorius und denen von der Area olfactoria enden Fasern vom Hypothalamus im Epistriatum. Diese aufsteigenden Fasern bilden den ventralen Teil des Basalbündels und kreuzen zum Teil in der vorderen Commissur, ausgenommen bei Petromyzon, wo sie hinter dem optischen Chiasma kreuzen. Die Bahn sollte Tractus lobo-epistriaticus genannt werden. Das Epistriatum bildet so ein coordinierendes Centrum für wenigstens zwei Arten von Impulsen, olfactorischen und optischen.

Das Striatum, in dem die Neuriten von Epistriatumzellen enden, empfängt keine Fasern von einem andern Ursprung. Es ist deshalb ein sehr einfacher Kern. Wo das Striatum und Epistriatum nicht getrennt sind, betrachtet man das Striatum als aus all den Zellen des »Basalganglions« bestehend (die nicht in der Area olfactoria eingeschlossen sind), die ihre Neuriten zum Thalamus oder zur Medulla oblongata senden. Die Neuriten enden im Thalamus wahrscheinlich in Beziehung zu den Ursprungszellen des somatisch motorischen Fasciculus und zu anderen Kernen, deren Fasern Verbindungen mit dem motorischen Centrum der Medulla oblongata herstellen. Bei den Amphibien geht wenigstens ein Teil dieser Fasern zur Medulla, wo sie voraussicht-

lich an ihren Endigungen zu motorischen Zellen, ähnlich denen des somatisch-motorischen Fasciculus im Thalamus, in Beziehung treten.

Obwohl der Rindenapparat bei Fischen und Amphibien nur sehr wenig entwickelt ist, ist seine richtige Deutung sehr schwer gewesen. Wie Referent an anderer Stelle (182) hervorgehoben hat, ist es notwendig, ehe man irgend eine Erörterung der Homologien der Rindengebiete bei verschiedenen Formen beginnen kann, ein Kriterium zu finden, durch das die Rinde unterschieden werden kann. Bei niederen Wirbeltieren steht die Rinde mit dem olfactorischen Apparat allein in Beziehung, und das eine einzige Kriterium, mit dem man sie bestimmen kann, ist, dass sie centrale olfactorische Bahnen der dritten Ordnung, nicht der zweiten, empfängt. Das heisst, die Fila olfactoria enden im Bulbus olfactorius, die Fasern vom Bulbus enden in der Area olfactoria oder in einem anderen Kern, und erst die Fasern von diesen Kernen erreichen die Rinde. Die von der Rinde ausgehenden Fasern können zu demselben Bestimmungsort gehen wie die von der Area olfactoria, nämlich zum Nucleus habenulae. Der Umstand, dass diese Definition der Rinde nicht angenommen wurde, hat verschiedene Autoren Teile der Area olfactoria und sogar die inneren Schichten des Bulbus olfactorius selber mit der Rinde identifizieren lassen.

Die primitivsten Zellen, die man als Rinde bezeichnen kann, finden sich unter den Zellen der Area olfactoria und senden ihre Neuriten zum Epistriatum der gegenüberliegenden Seite. Es ist möglich, dass diese Zellen Impulse von den Fasern des Tractus olfactorius empfangen, und wenn dem so ist, können sie nicht als Rinde betrachtet werden. Es ist jedoch wahrscheinlich, dass sie Impulse von den Neuriten der Zellen des Epistriatums empfangen und so als associative oder commissurale Elemente zwischen den beiden Epistriata dienen.

Man muss sich vergegenwärtigen, dass solche associative Elemente nur mit dem Cortex lateralis der Reptilien und der höheren Formen, nicht mit der dorsalen Rinde, verglichen werden können.

Der Unterschied zwischen der lateralen und der dorso-medialen Rinde kann durch eine Betrachtung der sekundären Bahnen beider klar gemacht werden. Die laterale Region des Gehirns der Fische und Amphibien ist von Osborn, Herrick, Edinger, Fish, Kingsbury, Mayer und Bochenek Rinde genannt worden, entweder deshalb, weil die Bahn von diesem Gebiete zum Nucleus habenulae als Fornix zu betrachten sei, oder weil ein Teil der Vorderhirncommissur als mit der Hippocampuscommissur der Säugetiere äquivalent angesehen werden

müsse. Die erste Erwägung kann keine Bedeutung haben, sofern nicht gezeigt werden kann, dass die Zellen, von denen die vermeintlichen Fornixfasern ausgehen, olfactorische Fasern nur der dritten Ordnung empfangen. Wenn die Zellen, von denen die Bahn zum Nucleus habenulae entspringt, Fasern vom Bulbus olfactorius empfangen, müssen sie zur Area olfactoria gehören, und der fragliche Tract kann nichts weiter als der Tractus olfacto-habenularis sein. Neuere Autoren stimmen darin überein, dass dieses bei Fischen der Fall ist. Von den oben genannten Autoren hat nur Bochenek diese Bahnen bei Amphibien verfolgt. Beim Salamander wird der olfactorische Tract an die ganze laterale Wand der Hemisphäre und an die rostralen (Area olfactoria) und caudalen Teile (Nucleus thaeeniae) der Basis des Vorderhirns verteilt. Von der lateralen Wand und vom caudalen Teile des Striatums gehen Fasern zum Nucleus habenulae. Die Fasern sind daher denen des Tractus olfacto-habenularis bei Acipenser und anderen Fischen völlig ähnlich. Ein Teil der medialen und dorsalen Wand des Vorderhirns empfängt keine Fasern vom Tractus olfactorius, sondern empfängt statt dessen olfactorische Fasern der dritten Ordnung von der Area olfactoria, und entsendet den Tractus septo-mesencephalicus. Die laterale Wandung muss daher in die Area olfactoria eingeschlossen werden, während das Septum und ein Teil der dorsalen Wandung als Rinde betrachtet werden kann. In dieser lateralen Wandung sind jedoch wahrscheinlich mehr als die Elemente der eigentlichen Area olfactoria eingeschlossen, da sie einen grossen Teil der Fasern der vorderen Commissur liefert. Es ist wahrscheinlich, dass diese Fasern von Zellen stammen, die denen in der Area olfactoria bei Acipenser ähnlich sind, und deren Neuriten zum gegenüberliegenden Epistriatum gehen. Die laterale Wandung bildet daher die Area olfactoria und die Cortex lateralis, und weder Fornix, noch Psalterium ist mit dieser Gegend verbunden.

Diese Folgerung wird durch die neuere Arbeit von P. Cajal zur Gewissheit. Er zeigt, dass beim Frosch die laterale Wandung ventral zur Verdickung der Zellschicht (*«Région courbe»*) mit dem Tractus olfactorius und dem Tractus olfacto-habenularis in Beziehung steht, während der ventrale Winkel und der ventrale Teil der medialen Wandung zum Corpus striatum und zum Epistriatum gehören. Das Septum, der dorsale Winkel und die laterale Wandung dorsal zur Verdickung der Zellschicht empfangen eine Bahn von der Area olfactoria und entsenden den Tractus cortico-medialis (Tractus septo-mesencephalicus Edinger, Tractus pallii Houser) und auch einen echten Fornix longus. Dieser kommt vom hinteren Teile des Septums. Diese Beschreibung

Cajal's erwähnt zum ersten Male einen echten Fornix bei Amphibien, und es ist wahrscheinlich, dass er sich nicht bei Fischen, und möglicherweise nicht bei den Urodelen finden wird.

Die echten Mantelcommissuren liegen im Dach der Hemisphäre und verbinden Kerne, welche als olfactorische Centren der dritten Ordnung dienen. Bei Selachiern (Houser) empfangen die »Pallial eminences« Fasern von zwei olfactorischen Kernen, dem Epistriatum und dem Nucleus neuroporicus. Von diesem Pallium geht eine Bahn zu caudaleren Teilen des Gehirns, der Tractus pallii. Eine dorsale Commissur verbindet die beiden »Pallial eminences«, die als Äquivalent der Mantelcommissuren der höheren Wirbeltiere, oder eines Teiles dieser Commissuren gelten muss.

Ähnlich empfangen bei Amphibien das Septum und die dorsale Hemisphärenwandung den Tractus olfactorius septi und entsenden nach rückwärts den Tractus septo-mesencephalicus (cortico-medialis). Die Vorderhirncommissuren sind in zwei transversalen Bündeln angeordnet, das eine über dem andern. Sie enthalten die folgenden Commissuren und Kreuzungen:

A. Ventrals Bündel:

1. Kreuzung eines Teiles der Basalbündel. Sie entspricht der Kreuzung eines Teiles des Tractus lobo-epistriaticus bei Fischen.

2. Commissur der lateralen Wand des Vorderhirns, in der sich eine Pars olfactoria und eine Pars temporalis erkennen lassen. Sie ist der Commissur des Epistriatums bei Reptilien und den Fasern der vorderen Commissur bei Fischen äquivalent, welche von Zellen der lateralen Oberfläche des Vorderhirns zum gegenüberliegenden Epistriatum verlaufen. Sie ist eine kreuzende Verbindungsbahn zwischen der lateralen Rinde und dem Epistriatum.

3. Kreuzung des medialen Bündels des Tractus olfactorius. Bei Fischen ist dieses Bündel für das Epistriatum bestimmt, bei Amphibien ist seine Bestimmung nicht sicher bekannt.

4. Kreuzung des Tractus cortico-medialis.

B. Dorsales Bündel:

5. Commissur der Gegend des Septums und der dorsalen Wandung.

6. Eine kleine Kreuzung eines medialen olfactorischen Bündels in der Lamina terminalis. Diese ist nur beim Salamander beschrieben worden, wo sie von beiden Hauptbündeln getrennt ist.

Das ventrale Bündel entspricht der vorderen Commissur der Fische ziemlich genau.

Der einzige Teil dieses Commissurensystems, der bei Amphibien neu auftritt, ist die Commissur des Septums und der dorsalen Wandung. Diese ist sehr viel grösser als die Mantelcommissur der Selachier und hat eine eigentümliche Lage, welche bis jetzt eine genügende Erklärung nicht zulässt. Die Fasern breiten sich im dorsalen Teil der medianen Wandung und im benachbarten Teil der dorsalen Wand jeder Hemisphäre aus, verlaufen caudalwärts, steigen caudal zum Foramen Monroi als kompakte Bündel nach abwärts und kreuzen am Boden des Ventriculus communis über der vorderen Commissur. Trotz dieser Lage ist das Bündel von allen modernen Autoren mit dem Corpus callosum oder mit dem Psalterium homologisiert worden. Niemand hat zu erklären versucht, wie dieses Bündel zu seiner Lage über und vor dem Foramen Monroi kommt, wo die Mantelcommissuren bei Säugetieren liegen.

Die Theorie, dass die Mantelcommissuren von der vorderen Commissur stammen, ist noch nicht hinreichend begründet. Was wir wissen, führt uns zu dem Schlusse, dass die dorsale Rinde und ihre Commissuren ganz neue Gebilde sind, deren Zellmasse im membranösen Pallium der primitiven Fische auftritt, während die erste Commissur zuerst bei den Selachiern erscheint. Wenn die dorsale Rinde und ihre Commissur bei Amphibien mit diesen homolog ist, müssen sich sekundäre Modifikationen bei Amphibien finden, um die Lage der Commissur zu erklären. Die Thatsache, dass diese Commissur bei *Menobranchus* den Ventrikel getrennt von der vorderen Commissur überspannt, legt den Gedanken nahe, dass die dorsale Commissur zu ihrer charakteristischen Lage bei den Amphibien durch sekundäre Verschmelzung mit dem Boden des Vorderhirns hinter dem Foramen Monroi gekommen sein kann. Es ist sehr wahrscheinlich, dass sich eine derartige Erklärung für die eigentümliche Lage dieser Commissur bei Amphibien finden lassen wird, da sehr vieles dafür spricht, dass sie in jeder andern Hinsicht genau dem Psalterium der Säugetiere entspricht.

Die Beschreibung des Nervensystems als aus vier Hauptfunktionsgliedern bestehend bedarf keiner weiteren Fürsprache angesichts ihrer offenbaren Angemessenheit, welche die vorhergehenden Seiten gezeigt haben. Es mag jedoch der Mühe wert sein, auf dieses Schema als eine Arbeitsmethode hinzuweisen. Seit der Einführung der Theorie der Nervencomponenten durch Strong sind fast alle wichtigen und glaub-

würdigen Resultate in bezug auf die Hirnnerven von solchen Forschern gewonnen worden, welche sich dieser Methode bedient haben. In den Arbeiten über die Hirnnerven ist jedoch dem Gehirn nicht genügende Aufmerksamkeit geschenkt worden, und es ist doch nur durch ein sorgfältiges Studium der Hirncentren der verschiedenen Nervencomponenten möglich gewesen, die genetischen Beziehungen der allgemeinen und besonderen Hautnerven, die Stellung und Funktion der Endknospen im peripheren System und den Unterschied der somatischen und splanchnischen Nerven und Centren zu verstehen. Das Studium des Gehirns hat gezeigt, dass gerade vier bestimmte Säulen von grauer Substanz vorhanden sind, die zu den Hirnnerven in Beziehung stehen. Die Funktionen, die das Nervensystem bei der Regulierung der Thätigkeit des Körpers zu vollziehen hat, sind notwendigerweise vierfach: somatisch-sensibel und -motorisch, und splanchnisch-sensibel und -motorisch. Jede der grauen Säulen und die mit ihr verbundenen Nervencomponenten hat ausschliesslich eine dieser Funktionsgruppen zu vollziehen. Referent hat deshalb das Schema der Nervencomponenten zu einem Schema der Funktionsglieder des ganzen Nervensystems erweitert. Jedes Funktionsglied umfasst den ganzen peripheren und centralen Apparat, der sich an der Vollziehung einer allgemeinen Gruppe sensibler oder motorischer Funktionen beteiligt.

Es ist offenbar, dass die Anerkennung dieser Funktionsglieder eine bessere Methode zur Beschreibung des Gehirns an die Hand giebt als die bisher gebrauchten rein anatomischen oder architektonischen Methoden, und dass sie auch eine wertvolle Unterstützung für fernere Untersuchungen sein werden. Die Resultate, die bereits durch die unvollkommene Anwendung der Theorie der Nervencomponenten, besonders durch amerikanische Forscher, gewonnen worden sind, sind ein genügender Beweis für den Wert der Methode. Die meisten Forscher, welche die Theorie der Nervencomponenten auf das Studium der Hirnnerven nicht angewendet haben, haben entweder unser Wissen um nichts Wesentliches bereichert oder die Frage durch den Mangel eines allgemeinen leitenden Prinzips noch mehr verwirrt. Die Analyse des Nervensystems auf Grund von Bau und Funktion ermöglicht ein vollständiges Schema, das sowohl als Führer bei der Untersuchung wie als Methode für eine Beschreibung unentbehrlich ist. Obwohl das Schema der Funktionsglieder, wie es in dieser Arbeit gegeben ist, in seinen Hauptzügen als gesichert betrachtet werden kann, bedarf es noch vieler Untersuchungen, um Einzelheiten zu ergänzen und unsere Kenntnis des Gehirns der verschiedenen Wirbeltierklassen zu vervollständigen.

Die Annahme dieses Schemas schliesst verschiedene Änderungen in der Nomenclatur ein, welche eine grössere Klarheit der Beschreibung anstreben. Die wichtigste Änderung ist der Gebrauch der Namen der Funktionsglieder als beschreibende Namen der Hirncentren und peripherischen Nerven. Solche Ausdrücke sind in diesem Artikel für die Hirncentren gebraucht worden; z. B. statt »dorsales und ventrales Horn« habe ich »somatisch-sensible und -motorische Säule« gebraucht; für »Fasciculus longitudinalis dorsalis: »somatisch-motorischer Fasciculus«, u. s. w. Ich möchte eine ähnliche Änderung in der Nomenclatur der Hirnnerven vorschlagen, sodass der für jeden Ast gebrauchte Ausdruck seine Funktion ebenso wie seine Lage bezeichnen soll. So sollten z. B. die allgemeinen Hautäste, die bisher dem Trigeminus zugestellt wurden, genannt werden: die supraorbitalen, infraorbitalen und mandibularen allgemeinen Hautäste oder Komponenten. Diese Ausdrücke definieren die Äste deutlich, ohne mehr, als wir über ihre segmentalen Beziehungen und Homologien wissen, vorauszusetzen. Die gegenwärtig gebrauchten Ausdrücke machen irrige Voraussetzungen: z. B. dass der Ophthalmicus profundus ein Teil des Trigeminus ist, während er in Wahrheit ein selbständiger Nerv ist. Ähnliche Ausdrücke sollten für die anderen Komponenten angewandt werden, wie sie in den begleitenden Figuren vorgeschlagen werden.

Die hier versuchte Nomenclatur kann dem binominalen System der Taxonomen verglichen werden. Hier ist der generelle Ausdruck ein Adjectiv, welches die Funktion anzeigt, während der spezifische Ausdruck die Lage des Nerven angiebt. Diese zwei Ausdrücke bestimmen jeden Nervenast genau und zeigen seine Beziehungen im Nervensystem als Ganzes an.



I. TEIL.

ANATOMIE.

NACHTRAG.

Die Muskeln im Beckenausgange des Menschen.

Von
M. Holl, Graz.

Litteratur.

- Blum, Ferdinand, Die Schwanzmuskulatur des Menschen. Anatomische Hefte Wiesbaden 1894. 1. Abt. 4. Bd.
- Browning, W. W., A contribution to the Knowledge of the Anatomy of the levator ani muscle. The medical news. New-York. June 1897.
- Chanveau, A., Traité d'anatomie comparée des animaux domestiques. 4. édition Paris 1890.
- Deaver, John B., Surgical Anatomy. A treatise on human anatomy in its application to the practice of medicine and surgery. In 3 volumes. Illustrated by about 400 Plates nearly all drawn for this work from original dissections. Vol. 1. Upper extremity; Back of neck; Shoulder; Trunk; Cranium; Scalp; Face. 161 Taf. u. 632 S. Vol. 2. Neck; Mouth; Pharynx; Larynx; Nose; Orbit; Eyeball; Organ of hearing; Brain; Male perineum; Female perineum. Taf. 162—321 u. 709 pag. London, Rebman. 1899/1900. 4°.
- Dieulafoy, Léon, Origine et constitution du muscle releveur de l'anus. 6 Fig. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., Année 37, No. 4, pag. 385—408. 1901.
- Derselbe. Le diaphragme pelvien. Thèse de Toulouse decembre 1900.
- Eggeling, H., Zur Morphologie der Dammmuskulatur. Mit Nachtrag 2. Taf. Morpholog. Jahrb. XXIV. 3. u. 4. Heft. (Leipzig 1896).
- Derselbe. Die Dammmuskulatur der Beuteltiere. Inaug. Diss. Heidelberg 1885.
- Ellenberger, M., und Baum, H., Systematische und topographische Anatomie des Hundes. Berlin 1891.
- Ellenberger und Baum. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. 9. Auflage. Berlin 1900.
- Fischer, Eugen, Beiträge zur Anatomie der weiblichen Urogenitalorgane des Orang-Utan. 3 Taf. Morphol. Arb., Bd. 8, H. 2, pag. 153—218.
- Anatomische Hefte. II. Abteilung. „Ergebnisse“ 1901.

- Fischer, E., Beiträge zur Anatomie der weiblichen Urogenitalorgane des Orang-Utan. 3 Taf. Diss. Freiburg, 1898. (66 S.) 8°.
- Frank, L., Handbuch der Anatomie der Haustiere. 3. Aufl. durchgesehen und ergänzt von Paul Martin Stuttgart 1892.
- Gegenbaur, C., Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 7. Auflage. Leipzig 1899.
- Goffe, J. R., The Anatomy and Functions of the pelvic floor in woman and the operations for its repair. The medical News. New-York. May 28. 1898.
- Günther, K., Die topographische Myologie des Pferdes. Hannover 1866.
- Henle, J., Grundriss des Menschen. Neu bearbeitet von Fr. Merkel. Mit zahlreichen zum Teil farbigen Abbildungen und einem Atlas von 498 pag. Aufl. 4. Braunschweig, Vieweg & Sohn. Gr. 8°.
- His, W., Die anatomische Nomenklatur (Nomina anatomica) Leipzig 1895.
- Holl, M., Die Muskeln und Fascien des Beckenausganges. Handbuch der Anatomie des Menschen, herausgeg. v. C. Bardeleben. 7. Bd. 2. Teil. 2. Abteilung. Jena 1897.
- Holmes, The Levator Ani Muscle. Assoc. American Anatomists. Science, N. S. Vol. 13, No. 321, pag. 291—292.
- Jung, Ph., Zur Anatomie und Topographie des Becken-Bindegewebes. 2 Taf. Beitr. z. Geburtshilfe u. Gynäkol., Bd. 4, H. 3, pag. 361—388.
- Kalischer, Otto, Die Urogenitalmuskulatur des Dammes mit besonderer Berücksichtigung des Harnblasenverschlusses. 36 farb. Abbild. im Text u. 33 Taf. Berlin, S. Karger. (XVI, 184 pag.) Gr. 8°.
- Derselbe, Die Sphinkteren der Harnblase. Compt.-Rend. XII. Congrès internat. méd. Moscou 1897, Vol. 2, 1899, pag. 96—101.
- Kobelt, G. L., Die männlichen und weiblichen Wollustorgane. Freiburg i. B. 1844.
- Kohlbrügge, Versuch einer Anatomie des Genus hylobatus in Weber: Zoologische Ergebnisse einer Reise in Niederländisch-Ostindien. 2. Heft. Leyden 1890/91.
- Kollmann, J., Der Levator ani und der Coccygeus bei den geschwänzten Affen und den Anthropoiden. Verhandlungen der anat. Gesellschaft auf der 8. Versammlung in Strassburg 1894. Jena.
- Langer-Toldt, Lehrbuch der systematischen und topographischen Anatomie. 7. Aufl. Wien und Leipzig 1902.
- Lartschneider, Josef. Zur vergleichenden Anatomie des Diaphragma pelvis. Instit. von C. Toldt. 4 Taf. Sb. d. K. Akad. d. Wiss. in Wien, Math.-naturwiss. Cl., Jg. 1895 B. 104. Abt. 3 N. 6/7 p. 150—190.
- Derselbe, Die Steissbeinmuskeln des Menschen und ihre Beziehungen zum M. levator ani und zur Beckenfascie. 72. Bd. der Denkschriften der math. naturw. Cl. der Kais. Akad. d. Wissensch. Wien 1895.
- Lesshaft, P., Über einige die Urethra umgebende Muskeln und Fascien. Reicherts u. Du Bois-Reymonds Archiv 1873.
- Derselbe, Über die Muskeln und Fascien in der Darmgegend beim Weibe. Morphol. Jahrb. IX. Bd.
- Martin, Paul, Lehrbuch der Anatomie der Haustiere mit besonderer Berücksichtigung des Pferdes. An Stelle des in 1. und 2. von Leyn, in 3. und 4. von Franck, in 5. Aufl. von Martin hrsg. Handbuchs der Anatomie der Haustiere vollständig neu bearb., m. Fig. Stuttgart, Schickhardt & Ebner. Gr. 8°.
- Müller, Fr., Lehrbuch der Anatomie der Haussäugetiere. 3. Aufl. Wien 1895.
- Paterson, A. M., and Dunn, R. C., The genito-urinary organs of the female Indian Elephant. Journal of Anatomy and Physiology. Vol. XXXII. April 1898.
- Popowsky, J., Zur Entwicklungsgeschichte der Dammuskulatur beim Menschen. 2 Taf. Anat. Hefte, Abt. 1, H. 38, pag. 13—48.
- Rauber, A., Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 6. Aufl. 1. Bd. Leipzig 1902.

- v. Rosthorn, A., 1897. Zur Anatomie des Beckenbindegewebes. (Deutsche Ges. Gynäk.) München. med. Wochenschr., Jahrg. 44 Nr. 25 pag. 691. [Sog. Fascien des Diaphragma pelvis sind nichts als verdichtete Bindegewebsblätter.]
- Ruge, G., Die Hautmuskulatur der Monotremen und ihre Beziehungen zu dem Marsupial- und Mammarapparate. Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem pelagischen Archipel. Jena 1895. (Denkschrift der med. naturw. Ges. zu Jena).
- Santorini, Jo. D., Observationes anatomicae Venetiis 1724.
- Derselbe, Septendecim tabulae edit. et explic. Mich. Girardi Pavonae 1715. Tab. 15.
- Sellheim, Hugo, Das Verhalten der Muskulatur des weiblichen Beckens im Zustand der Ruhe und unter der Geburt. 9 Tafeln u. 16 Abbildungen im Text. Wiesbaden 1902.
- Sperino, G., Anatomia del Cimpanzè Torino 1897—98.
- Strauss-Durckheim, Anatomie descriptive et comparative du chat. Paris 1895.
- Symington, John., A comparison of the pelvic Viscera and the Pelvic floor in two adult man Subjects. 2 Fig. Journ. of anat. and physiol. Vol. 34. N. S. Vol. 14. Part I. octob. pag. 101—110.
- Derselbe, A comparison of the pelvic viscere and the pelvic floor in two adult male subjects 2 Taf. Transact. R. acad. med. in Ireland Vol. 17. 1899. pag. 603—623.
- Thompson, Peter, The Myology of the Pelvic Floor. A Contribution to Human and Comparative Anatomy. 24 Fig. London, Mc Corquodale & Co. (108 pag.). 4^e. 1899.
- Derselbe, On the Arrangement of the Fasciae of the Pelvis and their Relationship to the Levator ani. 5 Taf. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. 35, N. Ser. Vol. 15, 1901, Part 2, pag. 127—141.
- Derselbe, On the „Levator ani“ or Ischio-anal Muscle of Ungulates, with special Reference to its Morphology. 1 Taf. u. 2 Fig. Journ. of Anat. an Physiol., Vol. 38, N. Ser. Vol. 13, Part 3, April, pag. 423—433.
- Tschaussow, W., Resultate makro- und mikroskopischer Untersuchungen über die tiefen Muskeln des vorderen Dammes beim Manne und das Verhalten der Venen zu ihnen. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Anat. Abt. Jahrg. 1883.
- Derselbe, Zur Frage von den Venengeflechten und Muskeln im vorderen Abschnitt des weiblichen Dammes einschliesslich der Beckengeflechte. Arch. f. Anat., Anat. Abt. Jhrg. 1885. Leipzig 1885.
- Vlacovich, Atti del' istituto veneto di scienze 1865. Serie 3 Vol. 10.
- Waldeyer, W., Das Becken. Topographisch-anatomisch, mit besonderer Berücksichtigung der Chirurgie und Gynäkologie dargestellt. Mit 152 grösstenteils in Farben. druck ausgeführten Abb. (Aus Joessel, Lehrbuch der topographisch-chirurgischen Anatomie.) Bonn, F. Cohen. Lex.-8^o.
- Zuckerkandl, Emil, Zur Morphologie der Arteria pudenda interna. 1 Taf. u. 14 Textfig. Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wissensch. Wien 109. Bd. Abt. III. Juli 1900.
- Derselbe, Zur Morphologie des Musculus ischiocaudalis. 3 Taf. Sitzungsber. K. Akad. Wiss. Wien, Bd. 109, Abt. 3, H. 9/10, pag. 661—670. 1900.
- Derselbe, Zur Morphologie des Musculus ischiocaudalis; zweiter Beitrag. 1 Taf. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. 110. Abt. III. Mai 1901.
- Derselbe, Atlas der topographischen Anatomie des Menschen. IV. Heft. Becken. Wien und Leipzig. 1902.

In der Bearbeitung der Muskeln und Fascien des Beckeneinganges für das von Bardeleben herausgegebene Handbuch der Anatomie des Menschen hat Ref. folgende Einteilung der „Muskeln des Beckenausganges“ angegeben:

A. Muskeln des kaudalen Abschnittes der Wirbelsäule
(Muskeln des Diaphragma pelvis proprium s. rectale (Diaphragma pelvis N. A.).

1. M. ischiococcygeus s. M. coccygeus (N. A.).
2. M. iliococcygeus.
3. a) M. pubococcygeus und
b) M. puborectalis s. sphincter recti } M. levator ani N. A.

B. Muskeln des Afters:

Sphincter ani externus (profundus, superficialis und subcutaneus).

C. Muskeln der Urogenitalgegend (des Urogenitalkanals.)

1. M. transversus perinei superficialis (N. A.).
2. M. ischiocavernosus (N. A.).
3. M. bulbocavernosus (N. A.). a) Compressor hemisphaerium bulbi,
b) Compressor bulbi proprius, c) M. constrictor radialis penis
s. clitoridis) und M. ischiobulbosus.
4. Muskeln des Diaphragma urogenitale (Trigonum urogenitale
N. A.):
a) M. sphincter urethrae (membranaceae N. A.) s. M. con-
strictor canalis urogenitalis.
b) M. transversus perinei profundus (N. A.).
c) M. ischio-pubicus.

D. Glatte Muskeln:

1. Des Mastdarmes (M. rectococcygeus Treitz).
2. Des Harn-Geschlechtsrohres.

Gegenbaur giebt folgende Einteilung: A. Muskeln des Afters.
B. Muskeln des Urogenitalkanals. C. Quere Muskeln des Dammes
(Mm. transversi perinei). Zur ersten Gruppe werden der Sphincter ani
externus und M. levator ani gerechnet. (Der M. coccygeus wird bei den
Muskeln des kaudalen Abschnittes der Wirbelsäule abgehandelt). Raubers
Einteilung schliesst sich an die Gegenbaur's an, insofern Rauber die
Muskeln in a) Muskeln des Darmendes und b) Muskeln der äusseren
Genitalien gruppiert; in letztere Gruppe sind der M. transversus perinei
superfic. einbezogen. Der M. coccygeus wird bei den Muskeln der
Wirbelsäule besprochen. Langer-Toldt schildert Muskeln, welche
das Becken verschliessen: Diaphragma pelvis (M. coccygeus und M.
levator ani) und Diaphragma urogenitale (M. transversus perinei pro-
fundus und M. sphincter urethrae membranaceae). Nach dem Durch-
tritte durch das Diaphragma bekommen die Eingeweideschläuche noch
einen zweiten Muskelbeleg, dessen Fasern sich wie Klemmen um den
After „Afterklemme“ (M. sphincter ani externus) und um den Sinus

urogenitalis „Klemme des Sinus urogenitalis“ (*M. bulbocavernosus*) ordnen. An diese Muskeln schliesst sich noch der paarige *M. ischiocavernosus* an; im Anschluss an letzteren Muskel wird der *M. transversus perinei superficialis* beschrieben. Merckels Einteilung lautet: Die Dammmuskeln sind herzuleiten: 1. aus den Muskeln eines ehemals vorhandenen freien Schwanzes, und 2. aus einem Schliessmuskel der Kloake. Die Abkömmlinge der Schwanzmuskulatur sind: *M. levator ani* und *M. coccygeus* (Innerv. 4. Sakraln.). Die Abkömmlinge der Schliessmuskeln sind: *M. sphincter ani externus* hinten und — beim Embryo — *Sphincter urogenitalis* vorn. Dieser letztere erhält sich nicht in seiner einfachen Form, sondern zerfällt vielmehr in *M. ischiocavernosus*, *M. bulbocavernosus*, *M. sphincter urethrae membranaceae*, *M. transversus perinei* (Popowsky.) Sie werden innerviert von *N. pudendus*.

Nach Eggeling gehören die Muskeln des Beckenausganges des Mannes wie des Weibes drei verschiedenen Systemen an. Er unterscheidet: 1. Die vom *N. pudendus* von aussen her innervierten Muskeln, das sind alle aus dem ursprünglichen *Sphincter cloacae* hervorgegangenen Muskeln. 2. Die von *Plexus ischiadicus* von innen her innervierten Muskeln. *M. coccygeus*, *M. ileococcygeus*, *M. pubococcygeus* (einschliesslich des *M. puborectalis*). 3. Die glatte Muskulatur. Der subkutanen Muskulatur weist Eggeling keine besondere Stellung an. Sollte ihr eine solche in der That zukommen, so ergiebt sich die Ableitung eines *M. sphincter ani subcutaneus* aus einem *M. sphincter cloacae* ohne Schwierigkeiten. In der Umgebung des Urogenitalkanals scheinen sich nur in der Haut des Skrotums nennenswerte subkutane Muskelzüge erhalten zu haben. Der *M. puborectalis*, welchem Referent wegen seiner besonderen Ausbildung und wegen seiner Versorgung durch ein eigenes Nervenstämmchen eine Selbständigkeit und gewisse Unabhängigkeit vom *M. pubococcygeus* gegeben hat, hat Eggeling mit dem *M. pubocaudalis* (sc. *pubococcygeus*) in der Beschreibung vereinigt gelassen, wie er angiebt in dem Bestreben, die Darstellung zu vereinfachen und genetisch Zusammengehöriges nicht zu trennen.

Dieulaufé bringt die Muskeln des Beckenausganges der Tiere in zwei Gruppen, in eine kaudale und in eine kloakale; zur ersteren gehören der *M. ischiococcygeus*, *M. iliococcygeus* und *M. pubococcygeus*; zur letzteren der *M. sphincter ani*, *M. ischioanalis*, *M. puborectalis*, *M. rectococcygeus* und *M. prerectalis*. (Jene Muskeln, welche von der vorderen Abteilung des *Sphincter cloacae* abstammen, als *M. ischiocavernosus*, *M. bulbocavernosus*, *M. transversus perinei* und *Sphincter urethrae* bilden eine vordere kloakale Gruppe). Für die Einteilung der

Muskeln in jene zwei grosse Gruppen seien massgebend: ihre terminale Insertion, ihre Innervierung und endlich ihre Funktionen. Die Tiere gruppieren sich in zwei Kategorien; in eine, Tiere, welche ein Diaphragma pelvis besitzen und in eine andere, Tiere, bei welchen dasselbe noch nicht gebildet ist. Zur ersten Gruppe, Tiere ohne Diaphragma pelvis, die Muskeln unabhängig, ein Levator ani noch nicht gebildet, gehören: die Marsupialier, die Cetaceen, die Ungulaten, die Proboscidiier, die Nager, die Fleischfresser und die niederen geschwänzten Affen; zur zweiten Gruppe, Tiere mit einem Diaphragma pelvis, die einzelnen Muskeln untereinander verbunden, ein Levator ani gebildet, gehören: die höher organisierten Affen, die Anthropoiden und der Mensch.

Aus den wenigen mitgeteilten Angaben ist ersichtlich, dass bezüglich der Einteilung der „Muskeln des Beckenausganges“ von den Autoren kein einheitlicher Vorgang beobachtet wird. Es braucht die Frage der Einteilung wohl keineswegs als eine brennende angesehen werden, aber andererseits kann doch das Verlangen, dass diesbezüglich nach einem gemeinschaftlichen, einheitlichen Gesichtspunkte vorgegangen werde, als ein berechtigtes angesehen werden, wenn auch zugegeben werden muss, dass jede „natürliche“ Einteilung hinkt.

Die Einteilung der in Rede stehenden Muskeln in zwei Gruppen a) Muskeln des kaudalen Abschnittes der Wirbelsäule, b) Muskeln des Afters und der Urogenitalgegend (canales) bzw. kloakale Muskeln oder Merckels Einteilung dürfte zunächst wohl auf keinen allzugrossen Widerspruch stossen. Bei der ersten Gruppe handelt es sich einerseits um die Stellung des *M. coccygeus*, denn dieser Muskel wird von einigen Autoren bei den Muskeln des Stammes, von anderen bei den Muskeln des Beckenausganges besprochen, andererseits sind als kaudale Muskeln auch die *Mm. sacrococcygeus anterior* und *posterior* in Betracht zu ziehen. also Muskeln, welche mit dem Beckenverschlusse nichts zu schaffen haben. Die „anatomische Nomenklatur“ stellt eine Gruppe: „*Musculi coccygei*“ auf und erwähnt nur den *M. coccygeus* und die *Mm. sacrococcygeus anterior* und *posterior*; in diesen Gruppen wären aber auch mit vollem Rechte der *M. pubococcygeus* und *M. iliococcygeus* einzu-beziehen. Andererseits muss doch mit Rücksicht auf praktische Gründe zugegeben werden, dass die letztgenannten Muskeln ihre Erledigung am besten bei der Schilderung des Beckenverschlusses finden, woselbst auch der *Mm. coccygeus* dem praktischen Bedürfnis entsprechend, am zweckmässigsten abgehandelt werden soll. Es dürfte sich vielleicht folgende Behandlung der in Rede stehenden Muskeln empfehlen. In der Gruppe *M. coccygei* werden alle jene zum kaudalen Endabschnitte der

Wirbelsäule in Beziehung tretende Muskeln angeführt; für die eingehendere Beschreibung des *M. coccygeus*, *iliococcygeus* und *pubococcygeus* werde aber auf die Darstellung der Muskeln des Beckenverschlusses verwiesen. Dementsprechend wäre die sub a) angeführte Gruppe der Muskeln des Beckenausganges folgendermassen zu bezeichnen: „Muskeln des kaudalen Abschnittes der Wirbelsäule, welche das Diaphragma pelvis herstellen, (besser Diaphragma pelvis proprium s. rectale, welche Bezeichnung etwas inhaltreicher ist, als die Bezeichnung „Diaphragma pelvis“ der anatomischen Nomenklatur).

Bei der Aufstellung der 2. Gruppe von Muskeln, welche vom Sphincter cloacae abstammen, den Muskeln des Afters und der Urogenitalgegend handelt es sich um die Unterbringung der *Mm. transversi perinei superficiales*. Einige Autoren handeln sie unter einer 3. Abteilung „Quer-Muskeln des Dammes“ ab. Gegen die Aufstellung einer 3. Unterabteilung wäre von vornherein nichts einzuwenden; aber da der *M. transversus perinei profundus* ebenfalls als ein querer Muskel (wohl als kein Muskel des Dammes im engeren Sinne des Wortes) anzusehen ist, so wäre auch dieser bei der queren Muskulatur zu besprechen und nicht bei den Muskeln des Urogenitalkanals, was übrigens auch einige Autoren thun. Berücksichtigt man jedoch die genetische und topographische Zusammengehörigkeit des *M. transversus perinei profundus* zum *M. sphincter urethrae*, so lässt sich seine Nichteinreihung unter die queren Muskeln des Dammes rechtfertigen. Es bliebe sohin der *M. transversus perinei superficialis* als alleiniger Vertreter der queren Dammuskulatur übrig und es entsteht die Frage, ob er mit Berechtigung in eine besondere Gruppe der kloakalen Muskulatur unterzubringen sei oder nicht. Die Genese des Muskels spricht dagegen. Zur kloakalen Muskulatur gehört er in den weitaus meisten Fällen ganz bestimmt. Seine häufige Unselbstständigkeit, insofern als er in innigster Beziehung zu den Muskeln des Afters (*M. sphincter ani ext.*) oder zu den Muskeln der Urogenitalgegend (*M. bulbocavernosus*, *M. ischiobulbosus*, selbst *M. ischiocavernosus*) oder sogar zum *M. pubococcygeus* steht, indem er als ein Derivat dieses oder jenes Muskels auftritt, sprechen dagegen, dass er in eine selbständige Muskelgruppe unterzubringen ist. Der *M. transversus perinei superficialis* könnte sohin bald bei dem Schliessmuskel des Afters, bald bei den Muskeln der Urogenitalgegend, ja selbst bei der Beschreibung des *M. pubococcygeus* besprochen werden, je nachdem ob er mit dem einen oder anderen Muskel nähere Beziehungen aufweist. Hat der Muskel, wie es ja auch oft vorkommt, keine nachweisbaren Beziehungen zu den früher genannten Muskeln, dann bleibt es Ansichtssache, ob er selbständig zu behandeln

ist oder nicht, wie es auch Ansichtssache bleibt, ob er bei dieser oder jener Unterabteilung der vom *M. sphincter cloacae* abstammenden Muskeln unterzubringen ist. In der Bearbeitung der Muskeln des Beckenausganges hat Ref. den *M. transversus perinei superfic.* nicht in einem besonderen Abschnitte der Perinealmuskulatur sondern mit den Muskeln der Urogenitalgegend abgehandelt. Ersteres geschah, um einmal die Unselbständigkeit aller als *Mm. transversi perinei superfic.* beschriebenen Muskeln besonders hervorzuheben; letzteres sollte eine teilweise Begründung darin finden, „dass die weitaus grösste Zahl der unter diesem Namen beschriebenen Muskeln als Endigungen von zu den bezüglichen Stellen der Urogenitalgegend (direkt oder auf Umwegen) ziehenden Bündeln des *M. sphincter cloacae* zu betrachten sind“. Mit dem oben Mitgeteilten findet, wie Ref. glaubt, die Angabe mancher Autoren (Kalischer, Thompson, Popowsky u. a.), dass Referent die *Mm. transversi perinei superficiales* nur als Derivat der *Mm. pubococcygei* betrachtet, ihre vorläufige Erledigung.

Phylogenese und Ontogenese der Muskeln des kaudalen Abschnittes der Wirbelsäule (*M. coccygeus*, *ileococcygeus* und *pubococcygeus* [und *puborectalis*]).

Hinsichtlich der Phylogenese dieser Muskeln liegen Angaben von Eggeling und Dieulafé vor. Aus Eggelings Mitteilungen sei folgendes angeführt: Ganz unabhängig vom *M. sphincter cloacae* ist bei Marsupialiern eine aus dem Beckeninnern zum Schwanz ziehende Muskelmasse, die eine unvollständige Teilung in drei Muskeln, den *Ischiopubo-caudalis*, *Ileocaudalis* und *Sacrocaudalis*, zeigt. Diese drei Teile stehen offenbar genetisch im engsten Zusammenhange und erscheinen als Differenzierungsprodukte eines mächtigen Schwanzmuskels, dessen Funktion es ist, den Schwanz zu senken. Selbständig erscheint ferner der paarige *M. spinosocaudalis*, der den Schwanz rückwärts zieht. Eine erste Differenzierung am *M. ischiopubocaudalis* zeigt sich allein bei *Phalangista canina* (weibl.), wo Bündel desselben ihre Wirkung auf den Schwanz verlieren und durch Verbindung mit dem *M. sphincter cloacae* dieselbe nun auf Enddarm und Urogenitalkanal ausdehnen.

Bei den Carnivoren findet man einen paarigen Dreimuskelkomplex, der seiner Form nach in allen wesentlichen Punkten mit dem allgemeinen Befunde bei Beuteltieren übereinstimmt; das gleiche gilt vom *M. spinosocaudalis*.

Der Dreimuskelkomplex der Prosimier ist dem der Carnivoren sehr ähnlich; jedoch zeigt sich eine weitere Beschränkung seiner Ausdehnung.

Statt eines *M. ischiopubocaudalis* findet man nur noch einen *M. pubocaudalis*. Bei *Arctocebus* und *Stenops* fehlt der *M. sacrocaudalis* vollständig; desgleichen der Symphysenteil des *M. pubocaudalis*; ferner ist ein grosser Teil der Muskelfasern an *M. pubocaudalis* und *iliocaudalis* geschwunden und durch eine breite Ursprungssehne ersetzt worden. Entsprechend der Rückbildung des Schwanzes nimmt der Dreimuskelnkomplex bei den Prosimiern an Umfang ab. Bei *Stenops potto* und *tardigrada* verschwindet der *M. iliocaudalis*, bei *Stenops gracilis* ist der ganze Komplex verschwunden. Aus demselben Grunde fehlt bei *Stenops gracilis* auch der *M. spinosocaudalis*.

Bei den Arctopitheken ist der Dreimuskelnkomplex auch ein Schwanzmuskel. Der *M. spinosocaudalis* gleicht dem homologen Muskel der Prosimier. Auch bei den Platyrrhinen verhält sich der Dreimuskelnkomplex in der Hauptsache ebenso wie bei den anderen mit einem Schwanz ausgestatteten Tieren; er ist locker mit den von ihm umschlossenen Eingeweiden verbunden. Nur bei *Ateles* kommt seine funktionelle Beziehung zum Enddarm morphologisch zum Ausdrucke, indem die medialen, längs der Symphyse entspringenden Teile des *M. pubocaudalis* sich nicht bis zum Schwanze erstrecken, sondern mit dem *M. sphincter cloacae externus* verschmelzen.

Bei den Katarrhinen ist es ein häufiger Befund, dass die am meisten medial gelegenen, längs der Symphyse entspringenden Teile des *M. pubocaudalis* mit der Muskulatur des Enddarmes sich verbinden. Der *M. pubocaudalis* bündelt seine Wirkung auf den Schwanz ein und tritt vorläufig in funktionelle Beziehung zum Enddarm.

Bei den Anthropoiden sind wie bei anderen Säugetieren mit nur kurzem Schwanzrudimente die *Mm. pubocaudalis* und *iliocaudalis* bedeutend an Umfang reduziert. Besonders trifft dies für den *M. iliocaudalis* zu, der, wie bei *Stenops potto*, *tardigrada* und *gracilis* (♂) gänzlich fehlt. Bei *Stenops gracilis* fehlt jede Spur eines Dreimuskelnkomplexes. Dahingegen muss es auffallen, dass bei den menschenähnlichen Affen, bei denen nicht nur der Schwanz, sondern auch das *Os sacrum* deutliche Zeichen einer hochgradigen Rückbildung darbietet, die *Mm. pubocaudalis* und *iliocaudalis* noch in relativ kräftiger Ausbildung vorhanden sind. Diese Erscheinung ist darauf zurückzuführen, dass die genannten Muskeln der Anthropoiden andere funktionelle Aufgaben übernommen haben. Einerseits tritt ein Teil des *M. pubocaudalis* in den Dienst des Darmsystems, auf der anderen Seite gewinnen die beiden ursprünglichen Beugemuskeln des Schwanzes erhöhte Bedeutung dadurch, dass sie zum Verschlusse des Beckens dienen. Bei *Hylobates* wird das Diaphragma

pelvis in der höchst differenzierten Gestaltung angetroffen Der Zusammenhang der medialen Partien des *M. pubocaudalis* mit dem Enddarm sei allmählich ein immer festerer geworden, bis endlich Muskelbündel aus dem *M. pubocaudalis* sich ganz lösten und nicht mehr zur Insertion am Schwanz gelangten, sondern mit der Wandung des Rektum verschmelzen. Die Reduktion des Schwanzes führe eine Verkümmern der zu seiner Bewegung dienenden Muskeln herbei. Dadurch werde hauptsächlich der *M. sacrocaudalis*, *iliocaudalis* und *spinosocaudalis* betroffen, während der *M. pubocaudalis* wegen seiner Wirkung auf den Enddarm sich relativ kräftig erhalte. Mit der Aufrichtung des Körpers erwachsen für die *Mm. spinosocaudalis* und *iliocaudalis* neue Aufgaben, da sie unter den veränderten Druckverhältnissen berufen sind, ein festes Diaphragma pelvis zu bilden. Ihre Funktion ist daher eine mehr passive als aktive und es erkläre sich daraus, dass in diesen beiden Muskeln die muskulösen Teile sehr reduziert und durch straffes sehniges Gewebe ersetzt werden. Der *M. sacrocaudalis* ist bis zu einem ganz geringen Rest verschwunden. (Die unbedeutendsten Veränderungen gehen nach Eggeling an der glatten Muskulatur vor sich. Der *M. caudo-rectalis* behalte überhaupt sein ursprüngliches Verhalten bei. Der *M. retractor cloacae* teile sich mit der Sonderung der Kloake an seinem Ende in zwei Partien, von denen die eine in der Wandung des Enddarmes, die andere in die des Urogenitalkanales übergeht).

Zwischen den Angaben Eggelings und denen des Referenten hinsichtlich der Genese der vom Plexus ischiadicus innervierten Muskeln herrscht im grossen und ganzen Übereinstimmung. Eggeling pflichtet auch den Auseinandersetzungen des Referenten bezüglich der phylogenetischen Abstammung des *M. pubococcygeus* und *M. ileococcygeus* und nicht denen Lartschneiders bei und geht zur Rechtfertigung seines Standpunktes mit einer Reihe von Angaben näher darauf ein.

Dieulaufé teilt, wie schon früher erörtert wurde, die Tiere in zwei Kategorien: die eine begreift in sich solche Tiere, welche ein Diaphragma pelvis besitzen, während die andere jene Tierformen enthält, bei welchen ein Diaphragma pelvis noch nicht gebildet ist. 1. Gruppe: Tiere ohne Diaphragma pelvis: Bei den Marsupialiern besteht die kaudale Gruppe aus den *Mm. ischio-pubo-caudalis* und *iliocaudalis*. Bei den Cetaceen findet sich ein dreieckiger Muskel, welcher vom Pubis, Ilium, der *Artic. sacro-iliaca* und den zwei ersten kaudalen Wirbeln entspringt und sich an den 5. kaudalen Wirbel festsetzt. Bei den Ungulaten ist die kaudale Gruppe reduziert auf einen *M. ischio-coccygeus*. Die kloakale Gruppe enthält einen mächtigen Muskel den *Ischio-*

caudalis oder Retractor ani, welcher vom Nervus pudendus innerviert werde (Thompson). Die Proboscideen verhalten sich nach Paterson wie die Ungulaten. Bei den Nagern besteht ein *M. pubococcygeus* und ein vereinigter *M. ilio-* und *ischiococcygeus*. Bei den Carnivoren besteht ein *M. pubo-* und ein *M. ilio-caudalis*, welche untereinander verbunden innige Beziehungen zur Urethra, Vagina und Rektum besitzen; die Verbindung mit dem Rectum geschieht durch Bindegewebe. Ein *M. ischiococcygeus* ist vorhanden. Bei den niederen geschwänzten Affen bilden die *Mm. pubo-* und *iliococcygeus* einen etwas mehr entwickelten Beckenboden (*paroi pelvienne*) als beim Hunde (Thompson). Der *M. ischiococcygeus* ist gut entwickelt. 2. Gruppe: Tiere mit einem *Diaphragma pelvis*. Bei den höher organisierten Affen und bei den Anthropoiden kommt es zur Bildung eines *Levator ani*, eines wahren *Diaphragma pelvis*. Dieser Muskel bildet sich durch die Annäherung und Verbindung von Muskelfaszikeln, welche bei den anderen Tieren noch getrennt und geschieden waren (*M. ilio-* und *pubococcygeus*) und durch Beihilfe eines neuen Muskels, welcher vom Pelvis zum Rektum sich erstreckt, des *M. puborectalis*.

Beim Menschen ist es zu einer vollständigen Bildung eines *Diaphragma pelvis* gekommen; dieses werde gebildet vom *M. pubococcygeus* und *iliococcygeus* und vom *M. puborectalis*.

Letzterer Muskel, welcher vom Referenten als ein Teil des *M. pubococcygeus* angeführt wird, sei nach Dieulafé ein besonderer Muskel; hierfür sprechen: seine Insertion am Ende des Eingeweiderohrs, seine Rolle als Aufhänger des Rektum; mit Rücksicht darauf erscheint er als den kloakalen Muskeln zugehörig, er gleiche jenen Bündeln, welche Dieulafé mit gleicher Anordnung bei einer langen Reihe der Säugetiere gesehen hat. Beim Menschen werde der Muskel, wie die vom Sphincter cloacae abstammenden Muskeln, vom *N. pudendus internus* innerviert, auch die Entwicklungsgeschichte bestätige die Ansicht Dieulafé's.

Der eben mitgeteilten Angabe vermag Referent nicht beizustimmen; die Begründung hierfür wird später bei Besprechung des *M. pubococcygeus* erfolgen. Ebenso kann Referent nicht beipflichten der Ansicht, dass der *M. ischioanal* der Proboscideer zur Kloakenmuskulatur gehört (näheres darüber später).

Bezüglich der Entwicklung der Muskeln des kaudalen Abschnittes der Wirbelsäule liegen nur Mitteilungen von Popowsky und zwar über den *M. levator ani* vor. Popowsky fand den Muskel bereits beim 4—5monatlichen menschlichen Embryo entwickelt. Er stellt ein

Differenzierungsprodukt des *M. coccygeus* dar. Auf seinem Wege vom Ursprunge zur Insertion begegnet er einzelnen Teilen des ursprünglichen Sphincter cloacae und zwar am After Bündeln des Sphincter ani externus, bei der Prostata und Harnblase den Bündeln des *M. urethralis* und bei der Scheide den Bündeln des *M. bulbocavernosus*; er tritt zu diesen Muskeln in gewisser Beziehung, in eine mehr oder minder ausgesprochene Verbindung. Aber diese Verbindung ist keine genetische, sondern eine erworbene; sie stellt eine sekundäre Erscheinung dar. Zu Gunsten eines solchen Entwicklungsganges spricht ausser den Daten der Embryologie auch das Prinzip der Innervation. Der *M. levator ani* wird aus einer ganz anderen Quelle innerviert als die Dammuskeln. dazu dienen, wie auch zur Innervation des *M. coccygeus*, die Zweige des vierten Sakralnerven. Der Levator stellt eigentlich einen Schwanzmuskel dar.

Deskriptive und vergleichende Anatomie der Muskeln des kaudalen Abschnittes der Wirbelsäule.

1. *M. coccygeus* (N. A.) (richtiger: *M. spinoso-caudalis* Zuckerkandl).

Zuckerkandl hat gefunden, dass bei den Säugetieren zwischen dem Sitzbeine und dem Schwanze zwei Muskeln, *M. spinosocaudalis* und *M. ischiocaudalis* vorkommen, die in der Litteratur unter gleichem Namen angeführt werden. Von diesen zwei Muskeln fehlt bald der eine, bald der andere. Beide nebeneinander treten nach Zuckerkandls Erfahrungen überhaupt nur bei *Hystrix cristata* auf. Die irrtümliche Auffassung über das Wesen der Muskeln ist darauf zurückzuführen, dass die Untersucher immer nur den Muskel an sich und nicht auch seine Beziehung zum Nervus pudendus berücksichtigt haben. Dieser Nerv verläuft bei den meisten Tieren und auch beim Menschen über die dorsale Fläche des Sitzbeinschweifmuskels. Eine Ausnahme machen *Cavia* und *Dasyus*, bei welchen der Nerv an der ventralen Seite des Muskels angetroffen wird. Da bei dem konservativen Charakter der Nerven an eine abweichende Verlaufsweise des N. pudendus nicht gedacht werden konnte, musste die Verschiedenheit in den Muskel selbst verlegt werden. Die Untersuchung der Schweifmuskulatur von *Hystrix* bewies die Richtigkeit dieser Argumentation. Dieses Tier besitzt nämlich zwei Sitzbeinschweifmuskeln, einen kranialen, *M. spinosocaudalis*, ferner einen kaudalen, *M. ischiocaudalis* und der Nerv. pudendus verläuft über die dorsale Fläche des kranialen und die ventrale Fläche des kaudalen Muskels. Hieraus ist ersichtlich, dass z. B. beim Menschen

nur der *M. spinosocaudalis*, beim Meerschweinchen nur der *M. ischio-caudalis* vorhanden sein kann. Die Zuckerkandlsche Nomenklatur gründet sich darauf, dass der *M. spinosocaudalis* an der Spina ischii, der *M. ischio-caudalis* am Ischium entspringt; es kommen wohl Variationen in den Ursprungsverhältnissen der beiden Muskeln vor, welche jedoch das wesentliche Verhalten der Muskeln, namentlich ihre Beziehung zum Nerv. pudendus nicht abzuändern vermögen. Einen *M. spinosocaudalis* besitzen: Mensch, Lemur varius, Talpa, Echidna aculeata; einen *M. ischio-caudalis*: die Reptilien, Cavia, Dasypus, Schimpanse. Der von Eggeling bei den Beuteltieren, Carnivoren, Prosimiern und Affen untersuchte und mit dem Namen *M. spinosocaudalis* bezeichnete Muskel ist nach Zuckerkandl als *M. ischio-caudalis* aufzufassen. Beide Muskeln, einen *M. spinoso-caudalis* und einen *M. ischio-caudalis* besitzt *Hystrix cristata*. Das Fehlen beider Muskeln wurde von Zuckerkandl bei einem Huftier aus der Familie der Cerviden beobachtet.

Den *M. ischio-caudalis* (Zuckerkandl) glaubt Ref. bei Cercopitheciden und im rudimentären Zustande (oder als Anomalie) beim Menschen bereits beobachtet und beschrieben zu haben. In der Bearbeitung der Muskeln und Fascien des Beckeneinganges gab Ref. folgende Mitteilung: „Bei den Cercopitheciden entspringt von der Fascia obturatoria, von einem kürzeren oder längeren sehnigen Bogen ein schmalerer oder breiterer Muskel, dessen Ursprung auf die Fascie oft hoch hinauf verlegt sein kann, sodass er wie eine tiefe Abteilung des *M. ileococcygeus* erscheint (bei *Cercocebus sinicus* entspringt dieser Muskel von der Fascia obturatoria und dem Darmbein). Dieser Muskel legt sich mit seinem vorderen Rande an den hinteren Rand des *M. coccygeus* s. *Abductor caudae* (*M. spinosocaudalis*, Zuckerkandl) an und inseriert mit ihm an den nächsten Wirbeln, stellt daher so in der That einen Teil des *Abductor caudae* dar. Beim Menschen kommt nun gelegentlich dieser Muskel im rudimentären Zustande zur Beobachtung; er entspringt von der Fascia obturatoria unmittelbar vor und unter der Spina ischii und legt sich entweder dem unteren Rande des *M. ischiococcygeus* (*M. coccygeus*. N. A., *M. spinosocaudalis* Zuckerkandl) unmittelbar an oder bleibt von ihm durch einen kleineren oder grösseren Spalt getrennt, inseriert aber unmittelbar neben ihm“. Es würde sohin den Cercopitheciden und dem Menschen ein *M. ischio-caudalis* (Zuckerkandl), letzterem wohl nur abnormal und im rudimentären Zustande zukommen.

Mit Bezugnahme darauf, dass nach der Zuckerkandlschen Mitteilung ein *M. spinosocaudalis* und ein *M. ischio-caudalis* bei den verschiedenen Tierformen auftreten und der *M. coccygeus* s. *M. abductor*

caudae bald als *M. spinosocaudalis*, bald als *M. ischiocaudalis* im Sinne Zuckerkandls aufgefasst werden muss, und mit weiterer Bezugnahme darauf, dass wie Ref. oben mitgeteilt hat abnormerweise auch beim Menschen zwei *M. coccygei* auftreten können, dürfte es angezeigt sein den *M. coccygeus* (N. A.) des Menschen (Syn. *M. ischiococcygeus* Holl u. a., *M. ischiocaudalis* etc.) mit dem Namen *M. spinosocaudalis* zu bezeichnen, und den Ausdruck *M. ischio-caudalis* (Zuckerkandl) s. *M. ischiococcygeus* für jenen neuen von Zuckerkandl bei verschiedenen Tieren und vom Referenten beim Menschen beschriebenen Muskel zu gebrauchen.

Bezüglich des *M. spinosocaudalis* bei *Hystrix* giebt Zuckerkandl noch an, dass im Muskel ein deutlicher Spalt vorhanden sei; bei *Lemur varius* findet er die Anlage des Spaltes in Form eines häutigen Spaltes angedeutet. Zuckerkandl sagt, dass die Angabe Blums bezüglich des Vorkommens eines Spaltes im *M. spinoso-caudalis* bei einem langgeschwänzten Affen schon a priori zugegeben werden müsse. Es haben nämlich Lartschneider und Eggeling die Richtigkeit der von Blum gemachten Angabe bezweifelt. Referent fand, dass auch der *M. spinosocaudalis* des Menschen gelegentlich in zwei ausgeprägte Abschnitte gesondert sein kann. In der Höhe des letzten Sakralwirbels können nämlich Muskelfasern zum grossen Teil durch fibröses Gewebe (und auch Fett) ersetzt werden, welches dann die zwei unverändert gebliebenen Abschnitte des Muskels zusammenhält. Nach Entfernung dieses Gewebes kommt im Muskel ein Spalt zum Vorschein und wenn der obere Abschnitt des Muskels ligamentös umgewandelt ist, ist das Ligamentum spinosacrum von dem übrigbleibenden, muskulösen Reste des *M. spinosocaudalis* vollkommen getrennt. Die Sonderung des Muskels in zwei Abschnitte kann auch schon beim Kinde angetroffen werden.

Nach Sperino verhält sich der *M. coccygeus* beim Schimpanse ähnlich wie ihn Kollmann und Blum bei demselben Tiere beschrieben und wie ihn Kohlbrügge beim Orang fand. Er besteht aus einigen Muskelbündeln, hauptsächlich aber aus aponeurotischen Fasern, welche von der Spina ischii und der Fascia obturatoria ihren Ursprung nehmen. Nach den obigen Angaben ist der *M. coccygeus* des Schimpanse als *M. ischiocaudalis* (Zuckerkandl) aufzufassen.

Der von Sellheim auf Tafel 3, 5 und 6 seines Werkes: Das Verhalten der Muskeln des weiblichen Beckens im Zustande der Ruhe und unter der Geburt als *M. ischiococcygeus* (*M. spinosocaudalis*, Zuckerkandl (*M. coccygeus* N. A.) bezeichnete Muskel stellt nicht diesen sondern den *M. ileococcygeus* dar; es handelt sich wohl um eine irrige Bezeichnung; allein der *M. ileococcygeus* findet sich neben dem *M. ischio-*

coccygeus dargestellt und ist als solcher besonders bezeichnet. Auf Tafel 7 sind beide Muskeln richtig dargestellt und bezeichnet.

2. M. levator ani N. A. (M. ileococcygeus. M. pubococcygeus und M. puborectalis).

Merkel teilt den M. levator ani in keine besondere Unterabteilungen; es werden nur die verschiedenen Ursprünge und Insertionen der ihn aufbauenden Fasermassen näher beschrieben. Nach Langer-Toldt besteht der Levator ani aus zweipaarigen Anteilen, Pars publica und Pars iliaca, welche zur Bildung einer einheitlichen Muskelplatte zusammentreten. Nach Waldeyer hat der Levator ani zwei Teile: die Mm. pubococcygeus und ileococcygeus. Thompson teilt den Levator ani zunächst in zwei Bestandteile: den Ileococcygeus und Pubococcygeus. Ersterer besteht aus dem Ileococcygeus und Ileosacralis, letzterer aus dem Pubococcygeus und Puborectalis (es erwähnt keiner der Autoren, welcher sich in eine Erörterung des M. puborectalis einlässt, dass Referent zuerst diesen Muskel als den wichtigsten Abschnitt des M. levator ani hingestellt und diesen mit dem Namen puborectalis bezeichnet hat). Der Ileosacralis Thompsons ist derselbe abnorme Muskel, den His unter gleichem Namen beschrieben hat und den Ref. schon früher als (abnormale) dorsale Portion des M. ileococcygeus erwähnt hat; der M. ileococcygeus Thompsons ist gleichzusetzen dem M. ileococcygeus, wie er gewöhnlich geschildert wird.

Bezüglich des M. pubocaudalis erwähnt Eggeling, dass er findet, dass mediale Teile desselben an der seitlichen Fläche des Rektums sich befestigen und mit dem Sphincter ani externus sich verbinden. Diese eigenen Beobachtungen im Zusammenhalte mit früher angegebenen Zeugnissen mancher Forscher veranlassen Eggeling vorläufig im Widerspruche zu den Mitteilungen Lartschneiders eine innige Verbindung zwischen M. pubocaudalis und Mastdarmwand anzunehmen. Referent hat diese eigentümliche Verbindung des M. pubocaudalis bzw. Puborectalis mit dem Mastdarm eingehend beschrieben und abgebildet. Auch Zuckerkandl bildet in den Figg. 399, 400, 401, 402 und 432 in seinem Atlas der topographischen Anatomie (Becken, 4. Heft) die mit der Längsmuskulatur des Rektums interferierende Schichte des Levator ani bzw. Puborect. ab. Gleichzeitig sei erwähnt, dass die Abbildung 404 den gekreuzten und ungekreuzten Übergang der inneren Fasermassen des Levator ani zeigt, sodass eine deutlich das Rektum umgreifende Muskelschleife gebildet wird, was Referent auch bildlich und schriftlich dargestellt hat, wobei zu gleicher Zeit gezeigt wurde, dass

diese die Muskelschleife aufbauenden Fasermassen dem *M. puborectalis* angehören. Den von Ref. dargestellten Zug von Fasermassen des letztgenannten Muskels zur vorderen Wand des Rektums bildet Zuckerkandl in Fig. 426 ab. Die Verbindung der vorderen Rectalwand mit dem Trigonum urogenitale durch eine breite Platte, an deren dorsaler Fläche zahlreiche Lösungsbündel des *M. rectourethralis* verlaufen, in Fig. 419 von Zuckerkandl abgebildet, hat Referent in seiner Bearbeitung der Muskeln des Beckenausganges in Fig. 12 ebenfalls angegeben und die Art und Weise der Verbindung in der Erklärung der Abbildung näher beschrieben. In den Figg. 417 und 420 giebt Zuckerkandl Abbildungen, welche Ursprünge bzw. Insertionen von Levatorfasern am Bulbus urethrae zur Darstellung bringen.

Rauber lässt die Levatores ani zwischen der Prostata und dem Rektum durch quere Züge von glatten Muskeln miteinander zusammenhängen: „Der seitlich mit der Prostata verbundene Teil wird Levator prostatae genannt“. Diese Angabe ist nicht neu und es hat Ref. diesbezüglich schon an anderen Stellen das Nötige bemerkt. Dass der Levator ani nicht von dem *M. sphincter cloacae*, sondern von der Schwanzmuskulatur abzuleiten sei, wurde nicht erst von Kalischer betont, wie Rauber hervorhebt; diese Angabe und die Betonung derselben wurde schon von Strauss-Durckheim, Kollmann, Lartschneider, dem Referenten und Eggeling gemacht.

Kalischer unterscheidet, nach dem verschiedenen Wege, welche die Fasern des *M. pubococcygeus* auf ihrem Wege zum Ansatzgebiete einschlagen, prärektale, rektale und postrektale Züge; die ersteren sind nur beim Menschen und den höchst stehenden Affen vorfindlich, die letzteren sind als Reste der ursprünglichen Schwanzmuskulatur anzusehen. Die prärektalen Züge endigen vor dem Rektum in zweierlei Weise; die einen endigen mehr oberflächlich, vor dem Rektum dicht an der vorderen Wand desselben an der Haut des Dammes und im Centrum perineale; die anderen umfassen die Prostata und den anschliessenden Teil der Pars membranacea der Harnröhre. Sie stellen die innersten Bündel des Levator ani dar, ziehen zu beiden Seiten am *M. sphincter urogenitalis* vorbei, ohne jedoch mit diesem Muskel Verbindungen einzugehen und enden dicht hinter der Harnröhre, nachdem sie vorher sehnig geworden sind. Bei Kindern und Weibern treten diese Züge weniger deutlich hervor. Gerade mit Rücksicht auf diesen Befund bei Kindern, bei welchen keine Pars urethralis des Levator ani unterschieden werden kann, erscheint es auch nicht angezeigt, beim Erwachsenen eine derartige Trennung vorzunehmen, zumal eine besondere

Funktion dieser Fasern nicht erwiesen ist. Die rektalen Züge schliessen sich der Längsmuskulatur des Rektums an und schieben sich mit derselben zwischen *M. sphincter ani int.* und *externus* hinein; in Sehnenbündel übergegangen, verlaufen sie zwischen die Bündel des *Sphincter ani externus* und lassen sich bis zur Analhaut verfolgen. Mitunter zweigen sich einzelne Bündel vom Levator ab und dringen zwischen *Tuber ischii* und Rektum in das dort befindliche Fettgewebe ein, wo sie endigen. Wie aus dem Mitgeteilten ersichtlich, bringt Kalischer nichts Neues.

Kalischer giebt auch an, dass nach der Angabe des Referenten Fasern der *Mm. puborectales* sich kreuzen sollen und dass diese gekreuzten Fasern alsdann zum *Tub. ischii* hinziehen sollen und so die *Mm. transv. perin. superfic.* darstellen. Kalischer sagt, dass er mit dieser Ansicht nicht übereinstimme: eine Kreuzung der Levatorfasern in der Mittellinie vor dem Rektum, wie sie Referent beschreibe und abbilde, habe er nie gesehen; die beiderseitigen Levatores blieben mit ihren Ansätzen jede auf seiner Seite. Ref. hat hierzu zu bemerken, dass die betreffende Abbildung, welche den Zusammenhang des *M. transversus perinei superfic.* mit dem *M. puborectalis* zeigt, genau nach einem Präparate entworfen wurde. Referent hat dieses Verhalten der Muskeln erst dann beobachtet, als er eine sehr grosse Zahl von Perineen sezierte. Übrigens verweist Referent bezüglich des *M. transv. perinei superfic.* auf die bei diesem Muskel gegebene nähere Erörterung.

Dieulaufé äussert, dass der *M. puborectalis* am „*Corps perineal*“ inseriere, in der Höhe der Kreuzung des *M. transversus perinei superfic.* mit dem *M. sphincter ani externus*, dann an der Seitenwand des Rektums, wo sich seine Fasern unter die Längsbündel des Rektums verlieren und diese bis zur Haut des Anus begleiten und an der hinteren Fläche des Rektums, wo sie sich kreuzend mit denen der anderen Seite verbinden; daselbst werde eine *Raphe precoccygea* hergestellt. Der *M. pubo-* und *M. ileococcygeus* werden vom 3. und 4. Sakralnerven innerviert; für den *M. puborectalis* werde nur ein unkonstantes Zweigchen abgegeben. Dieser Muskel werde regelmässig innerviert von *N. pudendus internus*. Beim Neugeborenen sei der *M. puborectalis* gut entwickelt. Das Ergebnis seiner Untersuchung über den Levator ani fasst Dieulaufé in folgenden Sätzen zusammen: Der Levator ani des Menschen besteht aus einer Mischung von Muskelbündeln differenten Ursprungs: 1. Bündel kaudaler Muskeln, von welchen ein Teil atrophiert ist und welche zu verschwinden scheinen (sakrale und coccygeale Bündel), der andere Teil hat sich an eine spezielle Funktion angepasst, welche der Verschluss des Beckens ist und der Widerstand gegen die Bauchpresse (Bündel,

welche zur Raphe ano-coccygea hintreten). 2. Bündel, welche wahrscheinlich von der kloakalen Muskulatur abstammen und nur bei den Primaten zum erstenmal auftreten.

Die Angabe Dieulafé's dass der *M. puborectalis* von der Kloakenmuskulatur abstamme, findet sich bei keinem anderen Autor vor. Die Begründung seiner Ansicht ist keine solche, dass sie eine überzeugende Wirkung gewinnen würde. Dass der *M. pubococcygeus* am Ende des Eingeweiderohres inseriere und als Aufhänger des Rektums eine Rolle spiele, wie Dieulafé angiebt, kann für die Abstammung des Muskels nicht in Betracht gezogen werden. Dass der Muskel vom Nervus pudendus internus innerviert werde, wie Dieulafé angiebt, ist wohl zweifelhaft; übereinstimmend wird von den Autoren die Innervierung vom 4. Sakralnerven angeführt, auch Referent hat es so gefunden. Und wenn Dieulafé meint, dass auch die Entwicklungsgeschichte des Muskels für seine vorgetragene Ansicht über die Abstammung des Muskels spreche, so muss gesagt werden, dass dies nicht richtig ist; auch aus seinen spärlichen Angaben, welche Dieulafé über die Muskeln des Beckenausganges liefert, lässt sich nichts herausfinden, was auf die Abstammung des Muskels von der kloakalen Muskulatur auch nur annähernd hinweisen würde.

Popowsky beschreibt folgende Variationen des *M. levator ani*, welche als Variationen infolge der Verbindung des Muskels mit verschiedenen Teilen des ursprünglichen Sphincter cloacae entstehen. Diese Verbindungen müsse man nicht als eine primäre, sondern als eine sekundäre, erworbene Erscheinung ansehen. 1. Wenn das vorderste Bündel des *M. levator ani*, welches von der hinteren Oberfläche des herabsteigenden Astes des Schambeines circa 1 cm nach aussen von der Symphysis ossium pubis seinen Anfang nimmt, nach unten und rückwärts zur Seitenwand der Harnröhre verläuft und hinter der Pars membranacea urethrae mit den lateralen Seitenrändern des Stratum transversum des Musculus urethralis in Verbindung steht, so haben wir den *M. levator urethrae* W. Krause vor uns. 2. Wenn die vorderen Bündel des Levator ani eine sehr innige, untrennbare Verbindung mit dem *M. urethralis* eingehen, sodass es scheint, als ob beide Muskeln zum membranösen Teile der Harnröhre gehören, eine Variation, die freilich sehr selten vorkommt, so haben wir den *M. transversus perinei profundus* als Pars urethralis des Afterhebers Luschka vor uns. 3. Wenn die vorderen Bündel des *M. levator ani* durch eine besonders grosse Entwicklung vor den anderen hervorragen und beim Herabsteigen die Prostata umfassen, so haben wir den *M. compressor prostatae* Sömm e-

rings vor uns. 4. Auf ganz gleiche Weise kann man sich auch das Entstehen einiger anderen Variationen des *M. levator ani* erklären, wie z. B. den *M. levator prostatae Santorinis*, den *M. transversus prostatae Weber-Hildebrandts* u. a. Diese Angaben Popowskys sind rein theoretischer Natur und nicht auf eine Untersuchung thatsächlicher Befunde begründet; Referent erlaubt sich u. a. nur zu bemerken, dass der *M. levator ani* sich niemals mit Bündeln des *M. urethralis* verbinden kann, da dieser Muskel in einer eigenen Fascienschiede untergebracht ist, welche ihn vom Levator ani vollständig separiert.

R. Fick hatte die Freundlichkeit, mir im Jahre 1897 eine Muskelanomalie mitzuteilen, welche nach seiner Schilderung folgendermassen sich verhält: „Ein fast kleinfingerdicker Muskel geht von der Haut beim Tuber (mit diesem ziemlich fest verbunden) mitten durch das Fettpolster des Cavum ischiorectale, in einer glattwandigen Röhre desselben liegend, hierdurch — unter dem Trigonum urogenitale hinweg zu dem „Levatorbogen“ d. h. dem innersten Bündel des Levator (also *M. puborectalis*). An den Levator setzt er sich sehnig an“. Dass dieser (symmetrische) abnorme Muskel dem Levator ani angehört, bezw. es sich um innere Bündel des *M. puborectalis* handelt, welche zur Haut der Dammgegend ziehen und dort enden ist zweifellos; ein solches Verhalten innerer Bündel des *M. puborectalis* kommt gelegentlich zur Beobachtung. Auch Kalischer erwähnt, dass mitunter sich einzelne Bündel vom Levator ani loslösen und zwischen Tuber ischii und Rectum in das dort befindliche Fettgewebe eindringen, wo sie endigen. Der Fall Ficks gewinnt dadurch an Interesse, dass die abnorm verlaufenden Bündel des *M. puborectalis* in ansehnlicher Stärke und mit ihm durch sehnige Gewebe verbunden sind. Es erinnert der Ficksche Fall auch teilweise an den vom Referenten gemachten Befund, wo beiderseits innere Bündel des Puborectalis sich von ihm loslösen und nachdem sie sich in der Gegend des Centrum tend. perinei gekreuzt haben die Tub. ischii aufsuchen; die Bündel wurden vom Ref. als abnormer *M. transversus perinei superfic.* beschrieben; in dem einen Fall handelt es sich um ungekreuzte, in dem anderen Fall um gekreuzte Bündel.

Sperino giebt an, dass der Levator ani eines von ihm untersuchten Schimpanse im allgemeinen dem gleichnamigen Muskel des Menschen gleicht und dass er sich nur dadurch unterscheidet, dass kein Arcus tendineus m. levatoris ani bestand, welches Fehlen auch von Kollmann bei 3 Schimpansen beobachtet wurde. Hier wäre auch die Angabe Thompsons anzuschliessen, dass die „weisse“ Linie der oberen Fascie des Levator ani die Stelle ist, wo die Fascia visceralis abgehe; die

„weisse“ Linie sei eine Eigentümlichkeit des Menschen (bedingt durch den aufrechten Stand) und sie beginne sich bei dem Affen zu entwickeln. Der Orang habe keine weisse Linie.

Fick fand den Levator ani bei einem männlichen Orang sehr ausgedehnt, namentlich waren auch die hinteren Bündel und der *M. spinosocaudalis* wohlausgebildet, aber im wesentlichen vom Menschen nicht verschieden, wie dies nach den Befunden von Kohlbrügge und Kollmann auch nicht anders zu erwarten war. Der *Arcus tendineus*, der nach Kollmann beim Schimpanse fehlt, war ganz unverkennbar ausgebildet.

Fischer fand bei einem weiblichen Orang, dass das *Ligamentum sacrotuberosum* fehlt; der *M. coccygeus* ist in das *Lig. spinosacrum* umgewandelt. Hinsichtlich des Levator ani findet Fischer eine Übereinstimmung mit den diesbezüglichen Angaben von Eggeling und Lartschneider. Einen Unterschied fand er nur bezüglich der Pars publica, was die Natur dieses Teile anbelangt; Fischer traf sie der Hauptmasse nach sehnig, genannte Autoren muskulös. Nach Holl fehlt der *M. ileococcygeus* vollständig. Man werde demnach kaum fehlgehen, wenn man hinsichtlich der Ausbildung der Muskeln individuelle Schwankungen annehme. Doch scheint beim Orang die Regel zu sein, dass beide Portionen des Levator ani fleischig, beim Schimpanse, dass sie zum Teil sehnig seien.

Nach Paterson besteht der Levator ani beim weiblichen indischen Elephanten aus einer oberen und einer unteren Abteilung. Die obere Abteilung, ein ansehnliches Muskelband, dessen Ursprung, weil derselbe abgeschnitten war, nicht genau ermittelt werden konnte (es schien von den unteren Sacralwirbeln zu entspringen) zieht an der Seite des Rektums vorbei, und inseriert in verschiedener Weise. Ein Teil geht Verbindungen mit dem *M. bulbocavernosus* ein, ein anderer Teil inseriert in der Perinealfascie vor dem Rektum, der unterste und breiteste Teil steigt an dem Rektum abwärts und geht mit dessen Längsmuskelschicht Verbindungen ein. Die untere, schmalere Abteilung des Levator ani zieht an der Seite des Rektums vorwärts und inseriert in dreifacher Weise; die obersten Fasern gehen vorwärts um das Rektum, die mittleren gehen vor das Rektum zur Fascia perinealis, und die untersten Fasern ziehen längs des Rektum abwärts und verbinden sich mit den Längsmuskeln desselben. Dieser Muskel wurde innerviert vom Schamnnerven. Aus den Angaben Patersons ist ersichtlich, dass der Levator ani des indischen Elephanten vielfach ein Verhalten aufweist, wie es beim gleichen Muskel anderer Tiere und dem *M. pubococcygeus* bzw. *M. puborectalis* des Menschen

angetroffen wird; so z. B. seine Verbindung mit dem *M. bulbocavernosus*, seine Verbindung mit dem Rektum, seine Insertion in der *Fascia perinealis*.

Thompson giebt an, dass das Kamel, die Kuh, der Stier, die Stute und der Hengst weder einen *Ileococcygeus* noch einen *Pubococcygeus* besitzen. Das Kamel (und die erwähnten Ungulaten) besitzen nur einen *M. ischiococcygeus* und einen *M. ischioanal.* Der Befund dass der *M. ischioanal.* mit dem Rektum sich verbindet und von Zweigchen des *N. pudendus internus* innerviert wird, ergibt, dass der Muskel als ein Derivat des *M. sphincter cloacae* anzusehen sei. Referent gab an, dass beim Pferde vom breiten Beckenbunde in der Nähe der *Spina ischii* zwei Muskeln entspringen, ein ventraler und ein dorsaler; den ersteren hat Referent als *M. ileococcygeus* gedeutet, Lartschneider als *M. ischiococcygeus*; das Gleiche gilt hinsichtlich der Befunde beim Reh. Referent hat nirgends angegeben, wie Thompson irrtümlich citiert, dass der dorsale Muskel als *M. ileococcygeus*, der ventrale als *M. pubococcygeus* anzusehen sei. Als *Levator ani* hat Referent beim Pferde einen Muskel beschrieben, welcher vom breiten Beckenband entspringt und längs der seitlichen Mastdarmwand nach unten zieht; in der Nähe des *Sphincter ani externus* angelangt, gehen die Muskelfasern in sehnige über, welche den *Sphincter* durchsetzen und in der Haut des Afterns endigen. Die unteren Bündel ziehen unter das Rektum und verbinden sich mit der sehnigen Raphe des *Bulbocavernosus* an der Spitze des *Bulbus*; zwischen ihnen zieht das Afternutenband. Ähnliches Verhalten zeigt das Reh. Der *Levator ani* des Pferdes wäre im allgemeinen zu homologisieren mit der *Symphysenportion* des *Pubococcygeus* des Menschen. Der *M. ischioanal.*, wie Thompson ihn darstellt, dürfte dem oben beschriebenen *Levator ani* des Pferdes wohl gleichzustellen sein.

Phylogense und Ontogenese der vom *Sphincter cloacae* abstammenden Muskeln.

Nach Eggeling findet man als primitives Ausgangsstadium bei den Marsupialiern einen die Kloake ringförmig umziehenden *M. sphincter cloacae*, der durch lockeres Bindegewebe mit Schwanz und horizontalem Schambeinaste in Verbindung steht. Derselbe zeigt bei männlichen Marsupialiern bereits eine Differenzierung in eine oberflächliche und tiefe Schichte. Als das zweite Differenzierungsprodukt des ursprünglich einfachen *M. sphincter cloacae* erscheint bei den weiblichen Marsupialiern der *M. ischiocavernosus*. Diesem homolog ist der *M. erector penis* der männlichen Tiere, soweit er mit der Beckenwand in Ver-

bindung steht. Er ist aus dem *M. ischiocavernosus* der weiblichen Tiere durch stärkere Entwicklung der Schwellkörper entstanden. Weitere Differenzierungsprodukte des *M. sphincter cloacae* finden sich nur bei männlichen Tieren. Es sind dies der nicht mit der Beckenwand in Verbindung stehende *M. erector penis*, der *M. compressor bulbi corporis spongiosi*, die Muskelumhüllung der Cowperschen Drüsen und der quergestreifte *M. levator penis*. Bei den Carnivoren steht die subkutane Muskulatur der Dammgegend durch Austausch von Muskelfasern in engster Beziehung mit der tiefer gelegenen quergestreiften Muskulatur von Enddarm und Urogenitaltraktus. Bei den Beuteltieren findet sich keine Hautmuskelschicht an der kaudalen Körperfläche. Einen *M. sphincter cloacae subcutaneus* zeigen alle weiblichen Feliden in verschiedenem Grade der Ausbildung. Bei den Caniden besteht der Hautmuskel aus einem *M. sphincter ani subcutaneus* und *M. sphincter urogenitalis subcutaneus*. Bei Feliden ist nur ersterer vorhanden. Der einfache, ursprüngliche *M. sphincter cloacae* wird von dem *N. pudendus* innerviert. Alle von demselben Nerven versorgten Dammuskeln sind als Differenzierungsprodukte des *M. sphincter cloacae* anzusehen. Die weiblichen Feliden zeigen sehr primitive, den Beuteltieren ausserordentlich nahestehende Zustände. Trotzdem kann Eggeling die Gestaltung ihrer Dammuskeln nicht direkt von einem uns bekannten Beuteltiere ableiten. Es müssen deshalb beide Zustände auf eine gemeinsame Grundform zurückgeführt werden, und da bei sämtlichen Beuteltieren der *M. sphincter cloacae* in zwei Schichten schon gesondert ist, sieht sich Eggeling genötigt, für eine Ableitung der Muskeln auf eine hypothetische, uns vorläufig nicht genauer bekannte Tierform, bei welcher in der Cirkumferenz der Kloake ein noch einfacher Ringmuskel besteht, zurückzugreifen. Die Derivate des *M. sphincter cloacae* sind: *M. sphincter ani externus*, *M. compressor gl. analis*, *Mm. ischiocavernosi*, *M. ischiourethralis*, *M. compressor gl. Cowperi*, *M. sphincter urogenitalis externus*, oberflächliche (*M. bulbocavernosus*) und tiefe Lage (*M. urethralis*). Der *M. ischiourethralis* ist ein ursprüngliches Gebilde und phylogenetisch älter als der *M. ischiocavernosus* höherer Tiere, für dessen Bildung er zum grössten Teil die Grundlage gab. Bei den weiblichen Prosimiern war offenbar ein *M. sphincter subcutaneus* vorhanden, ebenso wie bei den weiblichen Feliden. Aus ihm entstand der *M. sphincter ani* und *sphincter urogenitalis subcutaneus*. Die vom *Sphincter cloacae externus* abstammende Muskulatur weist dieselben Muskeln wie sie bei Carnivoren angetroffen wurden, auf. Bei den weiblichen Prosimiern konnte nur bei *Lemur mongoz* ein sehr schwacher, paariger *M. ischio-*

urethralis nachgewiesen werden; bei männlichen Prosimiern fand sich der Muskel häufiger. Bei *Lemur coronatus* wurde ein *M. ischiobulbosus* gefunden. Bei den weiblichen Arktopitheken ist die Muskulatur des Dammes in vielen Punkten entsprechend den Verhältnissen weiblicher Feliden; der *M. ischiourethralis* fehlt vollständig. Die männlichen Arktopitheken sind von den weiblichen nur in wenigen Punkten verschieden. Beide besitzen nur äusserst geringe Reste einer subkutanen Dammuskulatur. Der *M. compressor glandulae Cowperi* ist bei den Arktopitheken vom tiefen *M. sphincter urogenitalis externus* noch wenig gesondert, wodurch deren genetische Zusammengehörigkeit deutlich zu Tage tritt. Weder bei den weiblichen noch den männlichen Platyrrhinen sind subkutane Muskeln in der Dammgegend nachzuweisen. Wenn auch bei den weiblichen Platyrrhinen von einer Kloake keine Rede mehr sein kann, so beschreibt Eggeling doch einen *M. sphincter cloacae externus*, um damit anzudeuten, dass derselbe den Anus und die Vulva, die gemeinsamen Differenzierungsprodukte der Kloake, gemeinsam umgibt. Der *M. sphincter urogenitalis externus* ist vorhanden, ebenso auch der *M. ischiocavernosus*; ein *M. ischiourethralis* fehlt. Bei den männlichen Platyrrhinen fehlt letzterer Muskel ebenfalls. Der *M. compressor glandulae Cowperi* ist selbständig und stammt vom tiefen *M. sphincter urogenitalis externus* ab. Bei den weiblichen Katarrhinen hat sich nur ein schwacher *M. sphincter ani externus subcutaneus* erhalten. Der *M. sphincter cloacae externus* gleicht völlig dem der weiblichen Arktopitheken. Der *M. ischiourethralis* fehlt. An der Dammuskulatur der männlichen Katarrhinen zeigen sich nur wenige Eigentümlichkeiten. Eine auffällige Bildung ist der quergestreifte *M. levator penis*, welcher als ein Homologon des *M. ischiourethralis* betrachtet wird (diese Homologie erscheint dem Referenten fraglich). Bei den weiblichen Anthropoiden findet sich die vom *Nervus pudendus* innervierte Muskulatur in einem durchaus primitiven Zustande wieder. Der *M. sphincter cloacae subcutaneus* zeigt ebensowenig wie der *M. sphincter cloacae externus* deutliche Anzeichen einer primitiven Trennung. Der *M. ischiocavernosus* gleicht durchaus dem der übrigen Affen; ein *M. ischiourethralis* fehlt. Der *M. sphincter urogenitalis externus* ist recht schwach, aber doch nicht verschieden von dem gleichbenannten Muskel der Affen und Feliden. Ein *M. transversus perinei* tritt zum erstenmale auf. Die männlichen Anthropoiden zeigen Verhältnisse der Dammuskeln, wie sie bei den weiblichen Tieren beobachtet wurden.

Fischer beschreibt bei einem weiblichen Orang die vom ursprünglichen *Sphincter cloacae* abstammenden Muskeln, ähnlich wie

Eggeling sie beim Orang schildert. Vom *M. transversus perinei* wurden nur Spuren bemerkt, ganz dünne in das Fett eingesprengte Bündel. Stärkere Züge, die aus der Masse des Sphincter cloacae jederseits nach aussen abzweigen, endigen im Bindegewebe und erreichen den Knochen nicht, sind also Sphincter-Teile. Fischer fand ein Muskelbündelchen, das nach der Definition Eggelings als *M. ischiourethralis* anzusprechen wäre, welchen Muskel dieser Autor beim Orang aber nicht beschreibt. Ob das Muskelbündelchen dem Kohlbrüggesehen Muskel, welcher von Kohlbrügge für einen Repräsentanten des menschlichen *M. transversus perinei profundus* gehalten wird, entspricht, kann Fischer nicht ganz sicher entscheiden.

Bezüglich der Entwicklung der Damm Muskulatur liegen die Untersuchungen J. Popowskys vor, welcher 20 menschliche Embryonen verschiedenen Alters von 2—9 Monaten betrafen. Als Quelle aus welcher die ganze Damm Muskulatur ihren Anfang nimmt, erscheint der *M. sphincter cloacae*, der später Mitte des 3. Monates in zwei Muskeln, den *M. sphincter ani externus* und den *M. sphincter urogenitalis* zerfällt. Der erstere wird im Laufe der Zeit nur sehr wenigen Veränderungen ausgesetzt, während der zweite im Gegenteil einer mannigfaltigen Metamorphose unterzogen wird und im späteren Stadium als einziger Mutterboden dient, aus welchem die ganze übrige Damm Muskulatur geschaffen wird. Als erster Muskel, welcher aus dem *M. sphincter urogenitalis* hervorgeht, erscheint beim männlichen Embryo (4. Monat) der *M. bulbocavernosus*; in einem späteren Stadium erscheint der *M. ischiocavernosus*. Er entwickelt sich im Wege der Aberration der peripherischen lateralen Fasern des *M. sphincter urogenitalis* beim weiblichen Embryo (der *M. bulbocavernosus* beim männlichen), welche eine dauerhafte Befestigung mit dem aufsteigenden Aste des Sitzbeines erlangen und sich von hier aus nach oben und nach innen zur Rückseite der Clitoris oder des Penis wenden. Ein wenig später (7 u. 8 monatlicher Embryo) differenziert sich aus dem *M. sphincter urogenitalis* (*M. bulbocavernosus*) der *M. urethralis*, welcher den oberen tiefen Teil des *M. sphincter* darstellt, der sich von der Peripherie in die Tiefe zum membranösen Teil der Harnröhre (beim männlichen Embryo) biegt und seine Fixationspunkte am Schamberge, an der Fascie und den Gefäßwandungen (Venen) findet. Der letzte Muskel (6. Monat), der sich aus dem *M. bulbocavernosus* differenziert, ist der *M. transversus perinei medius* Lesshaft. Der *M. transversus perinei superficialis* (subcutaneus) wird (bei einem Neugeborenen) auf solche Weise gebildet, dass die subkutanen Bündel des *M. sphincter ani externus*, nachdem sie sich auf der mittleren Linie des Dammes gekreuzt hatten, sich

fächerartig ausbreitend, nach aussen zu den Sitzknorren ausdehnten. Er bildet sich zu Ende der embryonalen Lebensperiode oder zuweilen sogar erst nach der Geburt und stellt den peripherischen, lateralen Teil des *M. bulbocavernosus* dar, der sich zwischen dem Sitzbein und der Raphe erstreckt. Im engen Zusammenhange und in Abhängigkeit von der Umgestaltung der Damm Muskulatur geht der Differenzierungsprozess der Dammnerven vor sich. Nach Massgabe der Entwicklung der Damm Muskeln aus dem ursprünglichen *M. sphincter cloacae* erfolgt die Teilung des ursprünglichen, einheitlichen *N. pudendus* in einen Nerven für den *M. sphincter ani externus* und den anderen für den *M. sphincter urogenitalis* (oder den *M. bulbocavernosus*). Nach Bildung des *M. ischio-cavernosus* aus dem *M. sphincter urogenitalis* (*M. bulbocavernosus*) erfolgt die Teilung des für den letzten Muskel bestimmten Nerven in zwei Äste, von denen der eine, wie zuvor den *M. sphincter urogenitalis* oder den *M. bulbocavernosus* und der andere den *M. ischiocavernosus* innerviert. Nach Massgabe der Entwicklung des *M. urethralis* aus dem *M. bulbocavernosus* erfolgt eine abermalige Änderung eines besonderen zum *M. urethralis* verlaufenden Astes aus dem Nerven, welcher für den *M. bulbocavernosus* bestimmt ist. Und schliesslich erfolgt auch, nach Massgabe der Entwicklung des *M. transversus perinei* (medius Lesshaft?) und dem *M. bulbocavernosus* die Entwicklung eines besonderen Nervenzweiges, der für den ersten Muskel bestimmt ist. Die Verbreitungsart des *N. pudendus* bei Neugeborenen kann als eine Bestätigung der bei Embryonen erlangten Befunde herangezogen werden. Hier zeigte es sich auch, dass der *M. transversus perinei subcutaneus* als Abkömmling der subkutan gelegenen Bündel des *M. sphincter ani externus*, welche in querer Richtung zur Region der Tub. ischi abirren, anzusehen ist, da sich an der medialen Peripherie des *N. perinealis* ein Nerv abteilt, welcher unter dichotomischer Verzweigung bis zum subkutan gelegenen vorderen Teil des *M. sphincter ani externus*, und bis zum *M. transversus perinei subcutaneus* der entgegengesetzten Seite heranzieht.

Nach Angabe des Referenten besteht bei den höheren Tieren, von den Marsupialiern an, eine oberflächliche und eine tiefe Sphinkterenschicht. Aus ersterer gehen neben dem *M. sphincter ani externus superficialis* auch der *M. bulbocavernosus* sowie der abnorme *M. ischiobulbosus* hervor. Eggeling sagt, dass diese Annahme im Gegensatze stehe zu seinen Angaben. Die von ihm beschriebene oberflächliche Schicht bleibt stets ein rein subkutaner Muskel und bildet sich bei höheren Tieren und beim Menschen starck zurück. *M. bulbocavernosus* und *M. sphincter ani externus* erscheinen als Differenzierungsprodukte

einer und derselben tiefen Schicht, der *M. sphincter cloacae externus* im Gegensatze zum *subcutaneus*. Der *M. urethralis* ist eine Fortsetzung des *M. bulbocavernosus* in die Tiefe. (Längs der Urethra sind sowohl vom männlichen als weiblichen *M. bulbocavernosus* aus Ringfasern in das Becken hineingewandert und haben eine gesonderte Schichte um die *Pars membranacea urethrae* gebildet; es ist der *M. urethralis* entstanden. Anordnungen von Ringfasern in schräger und longitudinaler Richtung haben nur sekundäre Bedeutung). Aus des Referenten Darstellung der Befunde beim Kaninchen und Meerschweinchen scheint Eggeling hervorzugehen, dass die Verschiedenheit der Auffassung lediglich in der verschiedenen Verteilung der beiden Schichten beruhe. Eggelings *M. sphincter cloacae subcutaneus* sei nur ein Teil von des Referenten oberflächlicher Schicht, nämlich diejenigen Fasern, welche sich an der Haut befestigen. Den Rest, aus dem die äusseren Lagen des *M. bulbocavernosus* und *sphincter ani externus* hervorgehen, fasst Eggeling mit des Referenten tiefer Schicht zu seinem *M. sphincter cloacae externus* zusammen. Bezüglich der Bildung des *M. bulbocavernosus* ist Eggeling zu denselben Resultaten gelangt wie Referent.

Während Referent annimmt, dass ursprünglich ein Zusammenhang des *M. sphincter cloacae externus*, resp. seiner Differenzierungsprodukte dorsalwärts mit dem Schwanze, ventralwärts mit dem Becken vorhanden gewesen sei, konnte Eggeling einen solchen deutlichen Zusammenhang nie konstatieren. Dadurch, dass sich der *M. sphincter cloacae* den Sitzbeinleisten nähert, tritt er nach Eggeling auf beiden Seiten mit diesen durch einen schmalen Muskelstrang in Verbindung. Da sich unterdessen auch in der ventralen Wandung des Urogenitalkanals Schwellkörper entwickelt haben, bezeichnet Eggeling die schmalen Muskelchen, die vom Sitzbein zur muskulösen Bedeckung der Schwellkörper ziehen als *Mm. ischiocavernosi*. Aus den *Mm. ischiocavernosi* bilden sich dann die *Mm. ischiourethrales* oder *transversi urethrae* (*Mm. ischiopubici*). Die Trennung der Kloake in gesonderte Öffnungen für Anus und Urogenitalsinus, das Auseinanderweichen von Rektum und Urogenitalkanal, sowie die Entfaltung der Schwellkörper haben sich als die wesentlichsten Faktoren für die Umbildung der Dammmuskulatur erwiesen. Für die weiteren Veränderungen sind nach Eggeling zwei andere Umstände in erster Linie verantwortlich zu machen. Das sei einmal die hochgradige Reduktion des Kaudalteiles der Wirbelsäule und die Aufrichtung des Körpers. Gerade durch letztere werde eine erhebliche Lage- und Druckveränderung der Beckeneingeweide bedingt, und Eggeling glaubt sich dies dadurch erklären zu sollen, dass aus den

geraden Verbindungszügen vom *M. sphincter ani* her einzelne Fasern an der Symphyse Verbindung gewinnen. Von hier aus wandern sie auf beiden Seiten am Schenkel des *Arcus pubis* entlang und bilden die Grundlage für den *M. transversus perinei*, der durch stärkere funktionelle Inanspruchnahme aus diesen regelmässigen Zügen, als kräftiges konstantes Gebilde hervorgeht. Derselbe zeigt auch noch viel Wechsel in seiner Gestaltung und lässt sich in mehrere Schichten sondern. Seine Abstammung vom *M. sphincter cloacae* gehe daraus hervor, dass er meist durch Faseraustausch in inniger Verbindung zum *M. sphincter ani externus* und *M. bulbocavernosus* trete. Die Frage, in wie weit der *M. sphincter cloacae externus* und dessen Differenzierungsprodukte mit dem *M. cutaneus maximus* in Beziehung stehen, scheint Eggeling durch Lartschneiders Untersuchungen noch nicht erledigt. Es habe Holl bereits darauf hingewiesen, dass Ruge bei Monotremen einen *M. sphincter cloacae subcutaneus* und *externus* genetisch voneinander trennt.

Deskriptive und vergleichende Anatomie der vom Sphincter cloacae abstammenden Muskeln.

Muskeln der Regio analis.

M. sphincter ani externus. Thompson teilt, wie Referent es auch angegeben hat, den Muskel in drei Abschnitte: *M. sphincter ani externus subcutaneus*, *superficialis* und *profundus*. Diese Dreiteilung gehe auch aus einer phylogenetischen Behandlungsweise des Muskels hervor. Beim Weibe ist nach Thompson der *Sphincter ani externus* elliptisch, beim Manne cylindrisch gestaltet; es gebe sohin einen männlichen und einen weiblichen Typus. Thompson sucht die verschiedenen Formen des Muskels durch Abbildungen zu beweisen. Referent kann dieser Angabe Thompsons nicht beistimmen, indem er keinen Unterschied in der äusseren Formgestaltung des *M. sphincter ani externus* beim männlichen und weiblichen Geschlechte feststellen kann.

Zuckerkandl lässt, wie aus einigen Abbildungen und Angaben seines topographisch-anatomischen Atlas hervorgeht, den *Sphincter ani externus* nur aus einer oberflächlichen und tiefen Schichte bestehen; die oberflächliche Schichte enthält auch die subkutanen Faserzüge. Das Durchtreten von Längsbündeln des Rektum zwischen den Schichten des *M. sphincter ani externus*, wie dies auch Referent angegeben, zeigen die Abbildungen 400 und 402.

Eggeling sah sich auch veranlasst, einen *M. sphincter ani externus subcutaneus* als subkutane Schichte von der tiefer gelegenen abzutrennen, weil er bei zahlreichen Tierformen, die zum Teil auch primitivere Verhältnisse als der Mensch aufwies, eine sehr ausgedehnte subkutane Muskulatur in der Dammgegend gesondert darstellen konnte. Beim Menschen finde sich dieselbe in relativ geringer Ausbildung, ebenso wie bei den menschenähnlichen Affen. Ob dieser dürtigen subkutanen Muskelschichte auch eine andere morphologische Bedeutung zukomme als dem *M. sphincter ani externus*, sei vorläufig nicht zu entscheiden. Noch sei es nicht sicher erwiesen, ob der bei den Monotremen beobachtete *M. sphincter cloacae* von oben her innerviert werde und eine kaudale Fortsetzung des grossen Hautmuskels dieser Tiere darstelle. Es sei nicht auszuschliessen, dass wie vom *M. pectoralis*, so auch vom *M. sphincter cloacae* aus Teile zur Befestigung an der Haut und Weiterverbreitung in derselben gelangten, welcher Vorgang schliesslich zu einer Verschmelzung der kaudalen und kranialen Muskulatur führe. Interessant seien auch die Beziehungen des *M. sphincter cloacae subcutaneus* zur Muskulatur des Marsupiums. Da es nicht wahrscheinlich erscheint, dass der *M. sphincter ani subcutaneus* des Primaten noch Nervenzweige von oben erhalte, so fasst ihn Eggeling nicht als eine dem *Sphincter cloacae* niederer Tiere homologe Bildung, sondern vielmehr als eine Konvergenzerscheinung auf.

Die Darstellung des *Sphincter ani externus*, welche Sellheim auf Taf. 7 in einem oben citierten Atlas giebt, entspricht nicht vollkommen den wirklichen Verhältnissen.

Die Angabe des Referenten, dass sich den Muskelbündeln des *Sphincter ani externus* auch solche von *Levator ani* stammende anschliessen können, zeigt auch Zuckerkandl mit der Abbildung 404 seines topographisch-anatomischen Atlases, aus welcher entnommen werden kann, dass innere Bündel des *Levator ani* in gekreuzter Weise sich den Faserlagern des *Sphincter ani externus* anschliessen.

Eggeling tritt den Befunden vieler Autoren, dass der *M. sphincter ani externus* dorsalwärts mit dem Steissbein durch Muskelbündel oder sehniges Gewebe in Verbindung tritt, entgegen. Er konnte bei Tieren niemals eine deutlich darstellbare dorsale Fortsetzung des Muskels zum Schwanz auffinden. Ebenso wenig konnte er einen dorsalen Ursprung des ringförmigen Muskels feststellen. Eggeling nimmt daher an, dass die entgegenstehenden Behauptungen durch eine von der seinigen verschiedene Auffassung des Muskels oder durch eigenartige Veränderungen derselben beim Menschen hervorgerufen seien. Aus der Darstellung von

Holl und Lesshaft scheint Eggeling deutlich hervorzugehen, dass diese Autoren dem *M. sphincter ani externus* Teile des *M. levator ani* zurechneten. Dadurch würde sich die Annahme einer muskulösen Fixierung am Steissbeine leicht erklären. Es wäre aber auch möglich, dass beim Menschen der ursprünglich in sich geschlossene Ringmuskel sekundär eine Verbindung mit der ganz nahe ihm anliegenden Steissbeinspitze gewonnen habe. In demselben Sinne wäre auch die Darstellung der übrigen Untersucher zu deuten. Es erscheint Eggeling nicht ausgeschlossen, dass der den Schliessmuskel mit der Steissbeinspitze verbindende Sehnenstrang nichts anderes sei, als die Raphe der beiderseitigen *Levatores ani* fortgesetzt durch eine Raphe des Sphinkters selbst.

Zu diesen Angaben Eggelings erlaubt sich Referent zu bemerken, dass der *Sphincter ani externus* niemals eine Raphe habe, und dass es sich hinsichtlich seiner Verbindung mit dem Steissbein nicht um Fasern des *Levator ani* handeln kann. Das *Ligamentum anococcygeum* aut. kommt nach der Ansicht des Referenten dadurch zustande, dass dorsale Längsbündel des Mastdarmes in der Nähe des Afters in elastische Fasern übergehen, welche grösstenteils zwischen *M. sphincter ani externus* und *M. puborectalis* durchtreten und sich an der hinteren Fläche des Steissbeines von der Spitze anfangen und in der es deckenden Haut ansetzen. Referent hat diesen Fasermassen in seiner öfters citierten Abhandlung in Fig. 3 und 25 (sphé.) abgebildet. Beziehungen zum Steissbein besitzt der *Sphincter ani externus profundus* niemals. Derselbe stellt einfach einen ziemlich hohen Muskelring dar. Der *Sphincter ani subcutaneus* entspringt hinter dem After unmittelbar unter der Haut; der *Sphincter ani superficialis* bezieht seine Muskelbündel auch hinter dem After unter der Haut oder wie es oft der Fall ist, von der dorsalen Fläche des Steissbeins mittelst mehr oder weniger gut entwickelter fibröser Fasern.

Nach Langer-Toldt haften die oberflächlichen Bündel des *Sphincter ani externus* teils an der Haut, teils gehen sie hinter dem Mastdarme in ein lockeres Bindegewebe, *Ligam. anococcygeum* über, um sich unter Vermittelung desselben mit der Steissbeinspitze zu verbinden.

Zuckerkandls Abbildung eines *Sphincter ani externus* vom Weibe (topographisch-anatomischer Atlas Fig. 437) verdient deswegen besondere Beachtung, da sie zeigt, dass die *Pars superficialis* im hinteren Umfange nur aus bogenförmigen Bündeln besteht, welche keinerlei Verbindung mit dem Steissbein aufweisen, welcher Befund auch der oben angeführten Angabe Eggelings entspricht. Ein Vergleich der Sellheimschen

und Zuckerkandl'schen Abbildung zeigt die Differenzen beider in der Darstellung des Sphincter ani externus deutlich.

Dass sich dem *M. sphincter ani externus* Muskelzüge von vorneher, an verschiedenen Stellen entsprungen, anschliessen bzw. dass sich Fasern des Sphincter in der vorderen Perinealgegend an verschiedenen Stellen (obere und untere Fascie des Diaphragma urogenitale, *M. bulbocavernosus*, *M. ischiocavernosus*, *corpus cavernosum*, *Tuber ischii* etc.) inserieren können, wie auch, dass er Zuzüge vom *M. Levator ani* erhält, wurde vom Referenten an verschiedenen Stellen seiner Abhandlung der Muskeln und Fascien des Beckenausgangs angegeben.

Sperino fand den *M. sphincter ani externus* beim Schimpanse in seinem Verhalten nicht verschieden von dem des Menschen.

Muskeln der Regio urogenitalis.

1. *M. transversus perinei superficialis*.

Warum der so oft unselbständige *M. transversus perinei superf.* vom Referenten bei den Muskeln der Urogenitalgegend abgehandelt wird, wurde früher erörtert. Unter dem Namen eines *M. transversus perinei superficialis* werden von den Autoren verschiedene ausserordentlich variable Muskelbündel besprochen, welche meistens in der eigentlichen Dammgegend, unterhalb der unteren Fascie des Diaphragma urogenitale gelagert sind und einen mehr oder minder queren Verlauf besitzen. Als Typus eines *M. transv. per. superfic.* werden gewöhnlich jene Muskelzüge aufgefasst, welche von der Innenfläche des aufsteigenden Sitzbeinastes entspringen, in querer Richtung gegen die Medianlinie zwischen dem After und dem Urogenitalkanal ziehen und hier (im Centrum tendineum perinei) sich mit denen der anderen Seite verbinden. Die weitaus grösste Zahl der unter dem Namen eines *M. transversus perinei superficialis* beschriebenen Muskelzüge sind als Endigungen von den zu den bezüglichen Stellen der Urogenitalgegend (direkt oder auf Umwegen) ziehenden Bündeln der Muskeln des Afters oder des Urogenitalkanals, in letzter Hinricht also als von der Hauptmasse des *M. sphincter cloacae* abgelöste Muskeln zu betrachten. In dieser Weise u. a. äusserte sich Referent in seiner mehrmals citierten Abhandlung, und trotz dieser, wie es scheint, doch deutlich genug ausgesprochenen Abstammung des *M. transversus perinei* von dem *M. sphincter cloacae* ist aus den Angaben Thompsons, Kalischers und Popowkys zu entnehmen, dass diese Autoren sich der

Meinung hingeben, als sehe Referent den *M. transversus perinei superficialis* nur als ein Derivat des *M. puborectalis an.* Referent hat nämlich, um zu zeigen, dass der Muskel in den weitaus meisten Fällen gar nicht als ein selbständiger Muskel angesehen werden kann, u. a. auch angegeben, dass der *M. transversus perinei superficialis* aus Muskelbündeln bestehen kann, welche dem *M. puborectalis* angehören, von dessen medialem Rande sie abzweigen, vor dem After die Mittellinie überschreiten und nun in querer Richtung gegen die Innenfläche des aufsteigenden Sitzbeinastes ziehen, um sich daselbst anzuheften. Vor dem After stehen die sich durchkreuzenden Bündel beider Seiten mit dem *Centrum tendineum* durch Fasern in Verbindung und es tritt oft der Fall ein, dass die Muskelbündel an dieser Stelle durch sehniges Gewebe mehr oder minder vollständig unterbrochen sind; ist letzteres der Fall, so scheinen die medialen Randfasern des *M. puborectalis* im *Centrum tendineum* zu endigen, während andererseits ein anscheinend selbständiger Muskel von der Innenfläche des aufsteigenden Sitzbeinastes entspringt und im *Centrum tendineum* endigt, welcher Muskel dann den (anscheinend selbständigen) typischen *M. transversus perinei superficialis* darstellt. Durch das *Centrum tendineum* ist er mit dem der anderen Seite in Zusammenhang gebracht; dieser kann aber auch durch muskulöse Fasern hergestellt werden, wenn nämlich die medialen Randfasern des *M. puborectalis* nur teilweise sehnig unterbrochen sind. (Zur Illustrierung des Mitgeteilten gab Referent eine nach einem Präparat hergestellte Abbildung [Fig. 12. a. a. O.]) Referent hat dann im Anschlusse gesagt: „Gleichwie die soeben beschriebenen Muskelbündel keineswegs als besondere, quere Muskeln des Dammes anzusehen sind, so zeigt sich, dass auch alle anderen in dieser Gegend vorkommenden Muskelzüge, welche von den Autoren als Varietäten der *Mm. transversi perinei superficiales* beschrieben werden, nicht selbstständige Muskeln darstellen, sondern als von den Muskeln des Afters, oder Urogenitalkanals, in letzter Hinsicht von der Hauptmasse des *M. sphincter cloacae* abgelöste Bündel zu betrachten sind; dieses letztere ist namentlich dann auffällig, wenn man alle die bei den einzelnen Individuen abnormen, in scheinbar regelloser Anordnung vorkommenden Muskelzüge zusammenfasst und sie dann einer gemeinsamen Betrachtung unterzieht“. Alle diese Angaben haben die oben genannten Autoren unbeachtet gelassen und sie haben sich bei der Aufstellung ihrer oben citierten Meinung offenbar einzig und allein auf einen vom Referenten im Abschnitte „Zur Homologie und Phylogense der Muskeln des Beckenausganges“ angeführten Satz gestützt, welcher durch seine Stilisierung

in der That imstande ist, das Missverständnis hervorzurufen; es heisst nämlich daselbst (pag. 259): „Auch die *Mm. transversi perinei superficiales* gehören nicht dem *Sphincter cloacae* an, sondern sind Teile der *Mm. puborectales*. Es soll selbstverständlich richtig heissen: gehören nicht alle dem *Sphincter cloacae* an, sondern sind auch u. s. w. Wenn aber Kalischer angiebt, dass er eine Kreuzung der Levatorfasern vor dem Rektum, wie der Referent beschreibt und abbildet, nie gesehen habe, dass die beiderseitigen *Levatores* mit ihren Ansätzen jeder auf seiner Seite bleiben, so hat Referent zu bemerken, dass die vom Referenten gegebene Abbildung nach einem Präparat entworfen wurde und dass er Gelegenheit hatte, auch Prof. D. E. Zuckerkandl ein Präparat zu demonstrieren, wo die innersten, von der oberen Fascie des Diaphragma urogenitale entspringenden Muskelzüge des *M. puborectalis* sich in ganz gleicher Weise verhalten, wie oben beschrieben wurde, also in der Mittellinie, im *Centrum tendineum perinei* sich kreuzen und die Innenfläche des aufsteigenden Sitzbeinastes der anderen Seite aufsuchen, um sich daselbst festzusetzen.

Kalischer bezeichnet den *M. transversus perinei superficialis* aut. als *M. anotransversalis*; er sei bei Kindern und Föten mächtig entwickelt und zeige daselbst ein konstantes gleichmässiges Verhalten; bei Erwachsenen ist der Muskel in wechselnder Stärke und Lage; er ist daselbst verhältnismässig gering entwickelt und anscheinend in Rückbildung begriffen. Der Muskel steht in einiger Beziehung zu dem *M. sphincter ani externus* und geht mit demselben, ebenso wie mit dem *Sphincter urogenitalis* Verbindungen ein. Bei Föten besteht ein inniger Zusammenhang der *Mm. anotransversales* und *Mm. ischiocavernosi*, sodass eine Trennung der Muskeln sich nicht bewerkstelligen lasse. Kalischer hat die Auffassung, dass ursprünglich die *Mm. anotransversales* mit den *Mm. ischiocavernosi* einen einzigen Muskel bildeten der vom *M. sphincter cloacae* Ursprung nahm. Die *Mm. transversi perinei superficiales* seien ursprüngliche Verbindungsbrücken der Analmuskulatur mit den *Mm. ischiocavernosi*. Referent hat diese Beziehungen des *Sphincter ani externus* zum *M. ischiocavernosus* und andere Beziehungen an der Hand einer Abbildung Henles (Fig. 15 a. a. O.) eingehend behandelt und verweist darauf und will nur hervorheben, dass er (a. a. O. pag. 224) besonders betont hat, dass der *Sphincter ani externus* mit einem Teil seiner Fasern vom *Corpus cavernosum* derselben Seite entspringen, bezw. inserieren kann; beim Kaninchen entspringen regelmässig vom *Corpus cavernosum perinei* Muskelbündel, welche mit denen der anderen Seite das Rektum zwingenartig umgreifen.

Zuckerkandls Abbildung (431 topograph. anat. Atlas) zeigt eine Abnormität, welche auch auf eine Zusammengehörigkeit des M. transversus perinei superficialis und des M. ischiocavernosus hinzuweisen scheint. Die Abbildung (Präparat nach einem weiblichen Objekte) zeigt zwischen dem M. transversus perinei superfic. und dem M. ischiocavernosus einen abnormen, breiten Muskel, welcher sich teils dem M. ischiocavernosus anschliesst, teils in eine starke Fascie übergeht, welche über die ventrale Fläche des M. bulbocavernosus hinübergeht. Das Verhalten des abnormen Muskels ruft wie schon erwähnt den Eindruck einer Zusammengehörigkeit des M. transversus perinei superficialis und des M. ischiocavernosus hervor.

An dieser Stelle ist auch der M. erector penis accessorius zu erwähnen. Langer-Toldt geben an, dass mitunter einige Fleischbündel an M. transversus perinei superfic. neben dem M. ischiocavernosus nach vorn gehen und sich neben dem M. bulbocavernosus an den Schwellkörper des Penis anhaften; dies sei dann des M. erector penis accessorius.

Zu der oben letztangeführten Angabe des Referenten ist noch zu bemerken, dass auch Beziehungen des M. transversus perinei superficialis zum M. bulbocavernosus auftreten, insofern als Fasern des ersteren in letzteren Muskel direkt übergehen können. Popowsky giebt an, dass die Daten der Ontogenese ohne Zweifel darauf hinweisen, dass die Mm. transversi perinei superficiales ein Differenzierungsprodukt der Mm. bulbocavernosi darstellen. In seinem Atlas der topographischen Anatomie bildet Zuckerkandl in Fig. 416 ein Präparat ab, wo der M. transversus perinei superficialis so breit ist, dass er die untere Fascie des Diaphragma urogenitale vollständig verdeckt. Die Abbildung ruft den Eindruck hervor, als wäre der Muskel mit dem M. bulbocavernosus zusammengehörig, welcher letzterer nur weitere Ursprünge auf die untere Fascie des Diaphragma urogenitale verlegt hat. Die Insertion der abnormen Muskelzüge findet unmittelbar hinter und an (?) der Raphe des M. bulbocavernosus und im Centrum tendineum perinei statt. Der M. transversus perinei superfic., wie er gewöhnlich zur Beobachtung gelangt, würde sonach als der hintere untere Randteil einer den Bulbus und die untere Fascie des Diaphragma urogenitale deckenden Muskelplatte aufzufassen sein. Fasst man beide von Zuckerkandl dargestellten Muskelvarietäten zusammen, und bringt auch noch den M. ischiobulbosus in Beziehung, so drängt sich die Meinung auf, dass der in der Regio urogenitalis liegende ursprüngliche M. sphincter cloacae mit einer oberflächlichen Schicht die Wurzelstücke der Corpora cavernosa penis und urethrae zudeckte, den Raum zwischen ihnen erfüllte und dass aus ihm als

bleibende Derivate die *Mm. ischiocavernosi*, die *Mm. bulbocavernosi* und die *Mm. transversi perinei superfic.* sich bildeten; die gelegentlich in dem Raum zwischen den genannten Muskeln anzutreffenden, vielgestaltigen abnormen Muskeln sind vielleicht ein übrig gebliebener Rest einer oberflächlichen Schicht der Urogenitalabteilung des *M. sphincter cloacae*.

Thompson sah, dass der *M. transversus perinei superficialis* in zwei Schichten geteilt war, die oberflächliche Schicht zog zum *Centrum tendineum perinei*, die tiefe verband sich mit dem *M. sphincter ani externus profundus*; (kein seltener Befund, Referent).

Die Darstellung des *M. transversus perinei superficialis*, die Sellheim auf Taf. 3 seines oben citierten Werkes giebt, entspricht, was den Ursprung des Muskels anbelangt, nicht den thatsächlichen Verhältnissen; es macht den Eindruck, als tauche der Muskel zwischen den Fasern des *M. ischiocavernosus* auf.

Eggeling giebt an, dass er die vom Referenten beschriebenen aus dem *M. sphincter ani externus* sich loslösenden Muskelbündel, die am *Tuber ischii* sich befestigen, gerade bei den *Anthropoiden* als *Mm. transversi perinei* bezeichnete. Ferner erwähnt er, dass er transversale Bildungen, die vom *M. pubococcygeus* ausgingen, bei Tieren nie gesehen hat.

Thompson fand den *M. transversus perinei superfic.* bei einigen Insektivoren, Carnivoren und Primaten.

2. *M. ischiobulbosus*.

Eine innige Beziehung dieses Muskels zum *M. transversus perinei superficialis* dürfte anzunehmen sein, indem Varietäten auftreten, welche es schwer machen auszusagen, ob ein abnorm breiter *M. ischiobulbosus* oder ein abnorm breiter *M. transversus perinei superficialis* sich dem Anblicke darbietet.

Nach Popowsky ist der *M. ischiobulbosus* phylogenetisch das Materiale, aus welchem der *M. transversus perinei* sich entwickelt. In solchem Falle würde zwischen der phylogenetischen und ontogenetischen Entwicklung beider Muskeln eine vollkommene Übereinstimmung existieren. (Popowsky fand nämlich unzweifelhaft einen *M. ischiobulbosus* bei einem fünfmonatlichen menschlichen Embryo vor, den er folgendermassen beschreibt: Bei einem fünfmonatlichen männlichen Embryo zeigt der *M. bulbocavernosus* hervorragende Besonderheiten. Ausser den Fasern, welche von dem *M. sphincter ani externus* derselben Seite zu ihm übergehen, wird er noch aus einem ziemlich bedeutenden Muskelbündel gebildet, das vom aufsteigenden Aste des Sitz-

beines ausgeht und sich schräg nach innen und vorne zum Bulbus hinzieht, wo es mit der übrigen Masse des Muskels zusammentritt. An seiner Basis steht dieses Muskelbündel in unmittelbarer Verbindung mit dem *M. ischiocavernosus*, welcher zur Rückseite des Penis aufsteigend sich nun allmählich von ihm, als auch von dem übrigen Teil des *M. bulbocavernosus* absondert). Aber die Untersuchungen Eggelings zeigen, dass die *Mm. ischiobulbosi* im Tierreiche keine beständige Erscheinung sind. Eggeling fand diesen Muskel bei einem männlichen Hunde und bei *Lemur coronatus*. Von Cuvier wurde derselbe nur bei Wiederkäuern beobachtet. Das Vorkommen eines *M. ischiobulbosus* sieht demnach Popowsky nur als Variation an und dieselbe trage unzweifelhaft einen primitiven Charakter an sich, da sie sowohl vom Gesichtspunkte der Ontogenese wie der Phylogenese einen ursprünglichen Zustand wieder erzeugt.

Eggeling möchte den *M. ischiobulbosus* als abgesprengtes Bündel des *M. ischiocavernosus* ansehen, wie er ihn auch in seiner Darstellung beim Hunde diesem letzteren zurechnete; Eggeling schliesst sich der Meinung Paulets an, dass es überflüssig sei, diesen Muskel durch eigene Benennung eine gesonderte Stellung zu geben. Referent ist nicht sicher, ob der von Eggeling zweimal beim Hunde beobachtete Muskel dem abnormen *M. ischiobulbosus hom.* gleichzustellen ist.

Referent muss noch bemerken, dass seine Angabe, dass Santorini den *M. ischiobulbosus* auch in seinem *Observat. anat. Taf. III fig. 5 Lit. H* abgebildet hat, nicht richtig ist; der dort dargestellte Muskel ist als *M. transversus perinei profundus* anzusehen.

3. *M. bulbocavernosus*.

Der *M. bulbocavernosus* besteht im Zustande seiner höchsten Entfaltung aus vier aufeinanderengelagerten Schichten, von welchen jede einen verschiedenen Grad der Ausbildung aufweisen kann; diese Schichten sind: 1. der oberflächlichst gelegene *M. ischiobulbosus*, 2. der *M. compressor bulbi proprius*, 3. der *M. constrictor radices penis s. bulbocavernosus proprius* und 4. der tiefst gelagerte, den Bulbus wie eine Haube deckende *M. compressor hemisphaerium bulbi* (Kobelt). Dieser vom Referenten vorgenommenen Einteilung des *M. bulbocavernosus* folgt auch Thompson.

Im vorliegenden Referate wurde der *M. ischiobulbosus* nicht als ein Teil des *M. bulbocavernosus*, sondern als ein selbständiger Muskel abgehandelt; dieses aus dem Grunde, weil seine Zugehörigkeit zum *M. bulbocavernosus* noch nicht ganz sicher gestellt ist. Wie sub voce *M. ischio-*

bulbosus erwähnt wurde, treten Varietäten dieses Muskels auf, welche es schwer machen zu entscheiden, ob die Varietäten einen abnorm breiten *M. ischiobulbosus* oder einen abnorm breiten *M. transversus perinei superficialis* betreffen; andererseits giebt Popowsky an, dass er den *M. ischiobulbosus* bei einem fünfmonatlichen menschlichen Embryo an seinem Ursprunge in unmittelbarer Verbindung mit dem *M. ischiocavernosus* fand und Eggeling möchte den ersteren Muskel als ein abgesprengtes Bündel des letzteren ansehen; wie oben bemerkt wurde, rechnet Eggeling den *M. ischiobulbosus* in seiner Darstellung beim Hunde auch dem *M. ischiocavernosus* zu (wozu Ref. bemerkte, dass er nicht sicher ist, ob der in Eggeling beim Hunde beschriebene *M. ischiobulbosus* dem der Menschen gleichzustellen ist).

Die meisten neueren Autoren erwähnen keine Unterabteilungen des *M. bulbocavernosus*; desgleichen auch nicht Kalischer. Nur einen *M. anobulbocavernosus* bespricht er als besonderen Bestandteil und meint, dass dieser dem von Ref. beschriebenen *M. compressor hemisphaerium bulbi* an die Seite zu stellen sei. Dies erscheint jedoch dem Ref. fraglich; denn die Darstellung des *M. compressor hemisphaerium bulbi* von seiten des Ref. ist doch eine andere, als welche Kalischer vom *M. anobulbocavernosus* giebt; der Befund dieses Muskels beim Kinde ist nach Kalischer folgender: „Im Bereiche des Anus erhält der *M. anobulbocavernosus* in der Gegend des *M. sphincter ani externus* Verstärkungszüge, welche sich an den eigentlichen, oben beschriebenen *M. bulbocavernosus* anlegen und mit dazu dienen, den Bulbus zu umhüllen. Diese Verstärkungszüge, welche konstant sind und bei keinem der untersuchten Fälle fehlten, habe ich wegen ihrer Beziehungen zum Anus, um ihre Lage zu kennzeichnen als *M. anobulbocavernosus* dem eigentlichen *M. bulbocavernosus* gegenübergestellt. Diese Muskelzüge deuten auf den ursprünglichen Zusammenhang der Muskulatur des Enddarmes und des Urogenitalkanales.“ Diese Verbindungszüge hat Referent auch beschrieben.

Anlangend das Verhalten des *M. bulbocavernosus* beim weiblichen Geschlechte hat Ref. unter anderem angegeben, dass oft genug einzelne Muskelbündel des Sphincter ani externus direkt in den Compressor bulbi derselben Seite übergehen. Die Angabe Luschkas, dass die aus dem Sphincter ani externus kommenden Muskelbündel in den *M. bulbocavernosus* zur entgegengesetzten Seite übergehen, also vor dem After zur Kreuzung kommen, ist nicht richtig, denn Ref. hat noch immer den Übergang ungekreuzter Fasern beobachtet. Kalischer stimmt der Ansicht Luschkas bei. Referent hat bezüglich Luschkas Befund

sich die Ansicht Prof. Zuckerkandls erbeten, und derselbe äussert sich, dass er der Meinung des Referenten sich anschliesst, „doch die Natur gefällt sich in Sprüngen und es ist nicht ausgeschlossen, dass Luschka ein solches Verhalten gefunden hat. Gegen die Ansicht Luschkas und Kalischers könnte der Befund Popowskys angeführt werden, aus welchem hervorgeht, dass bei einem (männlichen) 5monatlichen Embryo dem *M. bulbocavernosus* Fasern zugeführt werden, welche vom *Sphincter ani externus* derselben Seite stammen. Auch Eggeling kennt nur gerade Verbindungszüge zwischen den beiden genannten Muskeln. Nach Kalischer kommen nicht alle in Rede stehenden Bündel vom *Sphincter ani externus* her, sondern ein Teil der Fasern entspringe auf jeder Seite in der Mitte, etwa zwischen dem *Tuber ischii* und dem Anus, von dem dort befindlichen Fettgewebe. Die Züge des *M. bulbocavernosus*, welche in der Anusmuskulatur entspringen, entsprechen nach Kalischer dem *M. anobulbocavernosus* des Mannes.

Thompson teilt den *M. bulbocavernosus* des Weibes in vier Lagen: *M. ischiobulbosus*, *Constrictor radialis clitoridis*, *Compressor bulbi proprius* und *M. sphincter vaginae superficialis*. Ganz auffällig ist die von Thompson gegebene bildliche Darstellung (Fig. 10) jener Abteilung des *M. bulbocavernosus*, welche den *Compressor bulbi proprius* betrifft. Der Muskel deckt fast die ganze untere Fascie des *Diaphragma urogenitale* und nimmt Insertion, wie auch im Texte angeführt erscheint, vom ganzen Rande des Schambogens. Eine derartige Darstellung des Muskels ist bisher in der Litteratur nicht bekannt und es drängt sich die Frage auf, ob Thompson einen normalen Zustand des Muskels zur Anschauung bringen will. Die Möglichkeit eines solchen Verhaltens des Muskels, wie Thompson angiebt, ist im vorhinein nicht von der Hand zu weisen, aber auffällig ist, dass bisher kein Forscher dasselbe beobachtet hat.

Sellheim giebt auf Taf. 3 seines oben citierten Atlases auch eine auffällige Abbildung des *M. bulbocavernosus* des weiblichen Geschlechtes; dieselbe macht den Eindruck, als ob der *M. bulbocavernosus* mit der Hauptmasse seines Fleisches nicht nur den Urogenitaltraktus sondern auch die *Pars perinealis* des Mastdarmes umgreift; auch auf Taf. 8 findet sich der *M. bulbocavernosus* in ähnlicher eigentümlicher Weise dargestellt.

Bezüglich der Phylogenese des *M. bulbocavernosus* wäre noch anzuführen: Nach Eggeling ist der Muskel beim männlichen Geschlechte homolog dem oberflächlichen *M. sphincter urogenitalis externus* der Anthropoiden; er entstand wie der *M. sphincter ani externus* durch

Sonderung eines gemeinsamen *M. sphincter cloacae*. Von dem primitiven Zusammenhang zwischen dem Ringmuskel des Afters und Urogenitalkanales legen die beiden verbindenden geraden Muskelzüge Zeugnis ab. Der *M. bulbocavernosus* des Menschen steht in seiner Anordnung auf der höchsten Stufe der Differenzierung, die überhaupt bei Tieren zu beobachten sei. Die Fasern beider Seiten laufen in nahezu transversaler Richtung zum medianen Septum, welche Beobachtung Verf. auch beim Hunde machte und beschrieben und abgebildet hat. Es können nun auch beim Menschen noch primitive Zustände der Anordnung der Fasern des Muskels vorkommen, wie dies die Beobachtung Henles von Vorkommen von schräg sagittalen Fasern beweise. An einer anderen Stelle äussert sich Eggeling: „Beim Manne haben sich die Schwellkörper mehr in die Länge entwickelt und stärker nach der Bauchfläche hin umgeschlagen. Daraus resultierte zunächst ein annähernd sagittaler Verlauf der oberflächlichen Teile des *M. bulbocavernosus*. Ähnliche Befunde boten die männlichen Arktopitheken. In funktioneller Beziehung zu den *Bulbi corporis spongiosi* vereinigten sich nun die nebeneinander laufenden Fasern beider Seiten in einer medianen Raphe, wobei sie eine transversale Verlaufsrichtung annahmen. Die Raphebildung schreitet vom Bulbus her in kaudaler Richtung fort.“ Eggeling bildet den *M. bulbocavernosus* eines männlichen Hundes ab (Fig. 4, pag. 472 a. a. O.), in welchem Falle alle Fasern des Muskels einen rein transversalen Verlauf nehmen und giebt (pag. 628) an, dass diese Figur bezüglich des *M. bulbocavernosus* dem gewöhnlichen Befunde beim Manne entspreche. Referent hat einen derartig geformten *M. bulbocavernosus* beim Menschen niemals gesehen und niemals gefunden, dass beim Menschen alle Fasern des *M. bulbocavernosus* in nahezu transversaler Richtung zum medianen Septum verlaufen; sie verlaufen fast alle schräg sagittal, was auch aus einer jüngsten Abbildung des *M. bulbocavernosus*, welche Zuckerkandl in seinem Atlas der topographischen Anatomie liefert (Fig. 416), hervorgeht.

Bezüglich der „Raphe“ des *M. bulbocavernosus* hat Referent angegeben, dass die Verbindung beider Muskeln in der Raphe keine derartige ist, dass man sagen könnte, dass alle Fasern beider Muskeln sich an den Sehnenreifen ansetzen oder an ihnen entspringen, sodass diese (sc. die Raphe) als Produkt der Verlötung beider Muskeln anzusehen ist; denn ein grosser Teil der Fasern zieht in derselben Richtung wie der Sehnenstreifen und liegt diesem nur dicht an, und weiterhin findet man, dass der mediane Sehnenstreifen in einigen Fällen zum grössten Teil als Ausläufer von Längsmuskelfasern der vorderen Mastdarmwand

erscheint. Dies berücksichtigend, kommt es, dass vom morphologischen Standpunkte aus betrachtet, der *M. bulbocavernosus* nicht als ein unpaarer Muskel, durch Verwachsung der Muskeln beider Seiten entstanden, betrachtet werden kann. Die beiden dicht aneinander gelagerten *Mm. bulbocavernosi* werden im Gegenteile durch den eingeschalteten Sehnenstreifen, obwohl sie an diesem fest gelötet sind, voneinander getrennt, und wenn Fasern an dem Sehnenstreifen Ursprung nehmen, so ist dies als ein sekundäres Verhalten aufzufassen. In einem Falle fand Ref. beim Hunde, dass beide Muskeln, da ein eingeschalteter Sehnenstreifen fehlte, bei oberflächlicher Betrachtung als eine einheitliche Muskelplatte erschienen, und man konnte sich deutlich überzeugen, dass die Muskeln beider Seiten in der Medianlinie wohl ganz dicht aneinander lagen, dass aber jeder von ihnen seine Selbständigkeit bewahrte. Noch sei hinsichtlich der „Raphe“ (des Sehnenstreifens zwischen den *Mm. bulbocavernosi*) bemerkt, dass oben angeführt wurde, dass der Streifen zum grössten Teil als Ausläufer von Längsmuskelfasern der vorderen Mastdarmwand erscheint. Genauer untersucht, ergibt sich, wie Referent angegeben, dass die erwähnten Längsbündel des Rektums gegen das Centrum tendineum ziehen, und sich dann gegen die untere Fläche des Bulbus urethrae wenden; hier gehen sie in einen elastischen Strang über, welcher zum Teil die Raphe der *Mm. bulbocavernosi* darstellt. Berücksichtigt man, dass dieser Strang gleichsam als Fortsetzung der gegen das Centrum tendineum perinei absteigenden Fasern des *M. retractor recti* erscheint und dieselbe Lage und dieselben Beziehungen, wie der *Retractor penis* der Säugetiere aufweist, so möchte man hingeleitet werden, diesen Strang als einen rudimentären *Retractor penis* (*M. péuien* Strauss-Durckheims) anzusehen.

Beim Weibe ist der *M. bulbocavernosus* nach Eggeling nichts anderes als der oberflächliche *M. sphincter urogenitalis externus* derjenigen Tierformen, bei denen Euddarm und Scheide und zugleich auch deren Muskulatur vollständig voneinander getrennt sind. Insofern bestehe eine Ähnlichkeit in den Verhältnissen bei weiblichen Prosimiern und Hunden. Differenzen dagegen finden sich in dem Grade der Entfernung zwischen Anus und Vulva sowie der Entwicklung der Schwellkörper. In beiden Punkten gleicht das Weib am meisten den Prosimiern, unterscheidet sich aber von diesen durch den Besitz gerader muskulöser Verbindungszüge. Bei den Prosimiern fand Eggeling einen Zusammenhang zwischen *M. sphincter ani externus* und oberflächlichem *M. sphincter urogenitalis externus* nur durch straffes, sehniges Gewebe vermittelt. Die Schwellkörper weiblicher Hunde er-

scheinen im Verhältnisse länger als die des Weibes und damit zugleich auch die Entfernung zwischen Anus und Vulva grösser. Das Weib steht durch den Besitz eines nahezu vollständig gesonderten oberflächlichen *M. sphincter urogenitalis externus* auf einer höheren Stufe der Differenzierung als die weiblichen Anthropoiden, bei denen noch ein *M. sphincter cloacae* zu finden ist. Es sei leicht einzusehen, dass die Verhältnisse beim Weibe von denen der menschenähnlichen Affen durch Annahme einer zunehmenden Trennung zwischen Enddarm und Urogenitalkanal abzuleiten seien.

Thompson giebt an, dass beim Kamele der *M. bulbocavernosus* einen Unterschied in der Anordnung, wie er sonst gewöhnlich bei Tieren mit gespaltenem Bulbus angetroffen werde, aufweise. Beim Kamele sind die Muskeln beider Seiten fast ganz getrennt, nur in der Gegend des Bulbus sind sie durch eine schmale Brücke in Verbindung gebracht. Der *M. bulbocavernosus* des Kameles stelle daher einen mittleren Zustand unter jenen Fällen dar, wo einerseits der Muskel ganz paarig und jeder Teil getrennt von den anderen ist und wo andererseits der Muskel unpaarig, d. h. beide Teile in der Mittellinie verbunden, angetroffen wird.

Paterson beschreibt den *M. bulbocavernosus* bei einem weiblichen indischen Elephanten beiläufig wie folgt: Der Muskel bildet eine komplette Hülle für den Urogenitalkanal. Hinten entspringt er von der *Fascia pelvis* und geht beim Rektum vorbei und umfasst die Urethra und Vagina; dann folgt eine Ringschichte bis zu der Stelle, wo sich der Urogenitalkanal vom Rektum entfernt. Dieser schliessen sich Fasern des *Levator ani* an, welche den *M. bulbocavernosus* mittelst zweier Bündel verstärken. Von der Stelle an, wo die *Corpora cavernosa* die Clitoris bilden, ist eine kontinuierliche Muskelschichte vorhanden, deren terminale Fasern schief vorwärts ziehen. Im hinteren Abschnitte ist der Muskel besonders dick, im vorderen dünner. Die Verbindung des *M. bulbocavernosus* mit dem *Levator ani* wird, wie es Ref. und andere schon angegeben haben, auch beim Menschen beobachtet. Ferner beschreibt Paterson auch einen *Levator clitoridis*, welcher am Ursprung zweigeteilt ist; jeder cylindrische Muskel ging in eine Sehne über; beide Sehnen traten zu einer gemeinschaftlichen Endsehne zusammen, welche am Rücken der Clitoris inseriert.

Thompson behandelt auch den *M. praeputialis*. Referent gab an, dass der Teil des *M. sphincter cloacae*, welcher beim Kaninchen nicht an den *Corpus cavernosum* herantritt, sondern in die Haut des Präputiums übergeht (*M. praeputialis*) beim Menschen als Varietät angetroffen wird, indem Bündel des *M. constrictor radialis* auf dem

Rücken (Wurzel) des Penis (Clitoris) gehen und daselbst in der ihn bedeckenden Haut endigen. Thompson meint, auf Grund seiner Untersuchungen beim Igel, dass der *M. präputialis* ganz bestimmt distinkt ist vom *M. bulbocavernosus* und dass er vom *M. cutaneus maximus* abstammt. Ref. hat die Beziehung des *M. sphincter cloacae* zum *M. cutaneus maximus* hervorgehoben und auch angegeben, dass die zur Haut sich begebenden Muskelzüge (*M. praeputialis*) eigentlich dem *M. sphincter cloacae subcutaneus* angehören.

M. constrictor vestibuli s. *sphincter vaginae*. Referent hat angegeben, dass er sich über diesen von Luschka zuerst beschriebenen Muskel, vielleicht wegen mangelnder Güte des Materials, keine Klarheit verschaffen konnte. Der Muskel ist dem Referenten nur aus der Litteratur bekannt; an der Leiche hat er ihn nie gefunden. Auf eine diesbezügliche Anfrage antwortet Prof. Zuckerkan dl dem Referenten in gleichem Sinne. Kalischer beschreibt den Muskel als einen Teil des *M. bulbocavernosus*. Eggeling meint, dass dieser Muskel, den auch Lesshaft anführe, eine tiefe Schichte des *M. bulbocavernosus* darstelle und dass Lesshaft in dem Bestreben einer detaillierten Schilderung etwas zu weit gegangen sei. Thompson behauptet die Existenz eines *M. vaginae superficialis* s. *M. constrictor vestibuli*; meist sei er jedoch schwach entwickelt. Popowsky giebt folgendes an: „Wenn der allerunterste Teil des *M. bulbocavernosus*, welcher um den Eingang der Scheide gelegen ist, sich mehr oder weniger vollständig von seinem übrigen Teil absondert, der auf dem Bulbus vestibuli gelegen ist, so haben wir den *M. sphincter vaginae* Lesshafts vor uns. Dabei hat der Umstand, ob nun bogenförmige, an der Commissura labiorum posterior von der einen Seite der Scheide zur anderen übergehende Bündel existieren, wie dies einige Autoren annehmen, oder ob sie nicht vorhanden sind, wie andere behaupten, durchaus eine untergeordnete morphologische Bedeutung.“

4. *M. ischiocavernosus*.

Beim *M. ischiocavernosus* giebt Merkel an, dass seine Sehne mit der unteren und Seitenfläche der fibrösen Haut des Corpus cavernosum penis verschmilzt. Zuweilen kommt noch eine oberflächlichere Zacke hinzu, deren Sehne mit der Sehne der symmetrischen Zacke auf dem Rücken des Penis verwächst. Diese unbeständige Zacke kann durch Kompression der Vena dorsalis zur Steigerung der Erektion beitragen. . . . Auch Langer-Toldt erwähnen, dass ein kleiner Teil der Faserbündel des *M. ischiocavernosus* auf die Rückenfläche des Penis bzw. der Clitoris

gelangt und sich daselbst aponeurotisch mit dem Muskel der anderen Seite verbindet. Da die oberflächlichen Faserbündel die Rückenfurche des Gliedes überbrücken, so bilden sie ober der in derselben verlaufenden Vene eine Schleife, welche in seltenen Fällen fleischig ist und dann den sogenannten *M. compressor venae dorsalis* darstellt. Die von Merkel und Langer-Toldt erwähnten Varietäten werden auch von Henle angeführt und der abnorme Muskel als *M. compressor venae dorsalis* Houston bezeichnet. Houston hat unter diesem Namen aber einen ganz anderen Muskel beschrieben, welcher mit der Henleschen Varietät nicht das geringste gemein hat. Ref. hat schon einmal angegeben, dass die Frage berechtigt ist, ob die Varietät thatsächlich vorkommt, dass es auch unwahrscheinlich ist, dass, wie Henle angiebt, Bündel der äusseren Lage des *M. ischiocavernosus* auf den Rücken des Penis übertreten können. Kobelt sagt, dass bei keinem älteren Anatomen eine ähnliche Angabe zu finden sei. Diejenige muskulös-sehnige Partie welche auf den Rücken der Rute steigt, gehört überall nicht dem *M. ischiocavernosus*, sondern der vorderen Portion des *M. bulbocavernosus* (*M. constrictor radialis penis*) an, wie Kobelt es beständig gefunden hat, und auch ältere Gewährsmänner mit Bestimmtheit anführen (Morgagni, Lieutaud). Die Möglichkeit des Vorkommens der Henleschen Varietät beim Menschen ist nach der Meinung des Referenten dadurch gegeben, dass beim Pferde die *Mm. ischiocavernosi* in der That sich auf dem Rücken des Penis begeben und eine Strecke weit eichelwärts verlaufen. Kobelt fand beim Eber, Pferde, Stiere, bei der Ratte etc., dass die derben Bäuche des *M. ischiocavernosus* vor dem Scheitel des Schambogens dicht aneinander stossen und einen sehr engen Durchgang für die Dorsalvene bilden. Eggeling giebt an, dass er bei Tieren nie gesehen habe, dass die *Mm. ischiocavernosi* mit ihren Endsehnern Beziehungen zur *Vena dorsalis penis* gehabt hätten (im Gegensatze zu Henle und Hyrtl).

Über Beziehungen des *M. ischiocavernosus* zum *Sphincter ani externus* hat Referent in seiner Arbeit: Muskeln und Fascien des Beckenausganges an verschiedenen Stellen und hier im Referat beim *M. transvers. perin. superfic.* sich geäußert.

Mitgeteilt wurde schon oben die Angabe Eggelings, dass der *M. ischiocavernosus* von dem primitiven *M. ischiocavernosus* der Beuteltiere abstamme, einem muskulösen Verbindungsstrange vom *Sphincter cloacae* nach beiden Seiten zu den Sitzbeinästen. Dass Referent der weiteren Angabe Eggelings, dass die *Mm. ischiocavernosi* und auch die *Mm. ischiopubici* ein Derivat des *M. sphincter cloacae* darstellen, verpflichtet, wurde schon seinerzeit vom Referenten erwähnt.

5. Muskeln des Diaphragma urogenitale.

Die weitaus grösste Zahl der Muskelbündel des Trigonum urogenitale (N. A.) ist sphinkterartig um die Pars membranacea urethrae (und die Vagina) gelegt, und diese sind es, die mit dem Namen Sphincter urethrae membranaceae (canalis urogenitalis) bezeichnet werden. Andere Bündel haben einen mehr queren, besser gesagt, bogenförmigen Verlauf, Mm. transversi perinei profundi, lassen aber in ihrer natürlichen Lagerung erkennen, dass sie nichts anderes als Teile eines Sphinkters darstellen.

Merkel lässt das Diaphragma urogenitale aus transversalen und cirkulären Muskelzügen aufgebaut sein. Der M. transversus perinei profundus, enthält die queren, der M. sphincter urethrae membran. die cirkulären Fasermassen. Der erstere Muskel liegt hinter der Harnröhre und erreicht den Rand des Diaphragma, seine Fasern entspringen mittelst einer Sehne am unteren Rande des Leistenbeins und gelangen in der Mittellinie an eine bindegewebige Raphe. Der M. sphincter urethrae membr. besteht aus kreisförmig angeordneten Platten, welche zwischen elastischen Lamellen eingeschlossen sind. Eine Sehnenhaut, welche von seinem Rande ausgeht, fixiert ihn am Schambeinaste. Diese ist wohl als Lig. transversum pelvis aufzufassen, obwohl Merkel den Ausdruck speziell nicht erwähnt. Merkel giebt an, dass nur beim Kinde die beiden Muskeln deutlich getrennt sind, bei Erwachsenen sind ihre Grenzen vielfach verwischt.

Nach Langer-Toldt wird das Diaphragma urogenitale durch den M. transversus perinei profundus im Verein mit dünnen fibrösen Membranen, welche mit demselben in dem Symphysenwinkel eingerahmt sind, dargestellt. Hinten reicht der Muskel bis an den Mastdarm, vorne aber vereinigt er sich mit einem quergespannten sehnigen Band, Ligamentum transversum pelvis. Die hintersten Fasern des Muskels ziehen quer von einer Seite zur anderen, während die anderen in verschiedenen Richtungen die durchtretenden Harn- und Geschlechtsschläuche umspinnen und sich zum Teil in die Wand desselben einsenken. Ein Teil seiner Faserbündel umgiebt in transversalen Zügen die Pars membranacea urethrae und bildet somit eine Klemme um dieselbe, M. sphincter urethrae membranaceae.

a) M. transversus perinei profundus.

In seinem anatomischen Atlas bringt Toldt die Darstellungen des M. transversus perinei profundus als die Grundlage des Diaphragma urogenitale. Die Fig. 892 und 893 stellen den Muskel in der Ansicht von vorne

und unten nach einem männlichen bzw. weiblichen Objekt dar; die Fig. 894 zeigt den Muskel des Mannes in der Ansicht von hinten und oben. Der *M. transversus perinei profundus* zeigt sich aus „queren“ und „schiefen“ Bündeln aufgebaut; die queren gehen hinter der Vagina in einander über, während die schiefen zum grossen Teil längs des Schambeinastes, an der Seite der Vagina und der Urethra vorbei gegen das *Lig. transversum pelvis* zustreben, um am unteren (hinteren) Rand desselben oberhalb der Harnröhre unmittelbar ineinander überzugehen. Cirkuläre Bündel sind nicht dargestellt. Die Abbildungen des Muskels vom Präparate des männlichen Objekts zeigen wie beim Weibe „quere“ und „schiefe“ Bündel, welche sich ähnlich wie die des Weibes verhalten, ferner bogenförmige Längsbündel zur Seite der *Pars membranacea urethrae*, wovon einige Bündel zur oberen Fläche des *Corpus cavernosum urethrae* und zwischen die *Crura penis* abgehen; endlich cirkuläre Bündel, der *M. sphincter urethrae membranaceae*. Die sogenannten „schiefen“ Bündel des *M. transversus perinei profundus*, wie sie Toldt darstellt, hat Referent bisher nicht beobachtet; auch in den verschiedenen existierenden Abbildungen der Muskeln des *Diaphragma urogenitale*, welche durchgesehen wurden, konnten solche Faserzüge in der Anordnung und Ausdehnung nicht angetroffen werden; nur bei Lesshaft (Über einige die Urethra umgebende Muskeln und Fascien) sind im *Diaphragma urogenitale* (Fig. 1, Taf. 1) ähnliche schiefe Muskelbündel dargestellt. Diese haben aber mit dem *M. transversus perinei profundus* nichts zu thun, denn dieser von Lesshaft als *M. transversus urethrae* beschriebene Muskelbündel ist dem von Santorini entdeckten, von Vlacovich neuerlich beschriebenen *M. ischiopubicus* gleichzusetzen. Referent will mit dem Vorgebrachten das Vorkommen der „schiefen“ Bündel in der Mächtigkeit und Anordnung, wie sie Toldt darstellt, keineswegs bestreiten, glaubt aber seine Meinung dahin aussprechen zu sollen, dass es sich in den in Rede stehenden Fällen, wohl um eine ausserordentlich kräftige Entwicklung der Faserzüge des *M. transversus perinei profundus* handelt. Die bogenförmigen Bündel des *M. transversus perinei profundus* dürften wohl dem *M. compressor gland. Cowperi*, wie er vom Referenten beschrieben wurde, gleichzustellen sein. Über den *M. sphincter urethrae membranaceae* ist nichts Besonderes zu erwähnen.

Den *M. transversus perinei profundus* bildet Zuckerkandl in seinem topographischen Atlas verschieden ab. Ein Objekt (Fig. 421) zeigt quere Züge und an den oberen Rand der queren Fasermasse sich anschliessend bogenförmige Züge, welche die *Pars membranacea* von unten her umgreifen und am *Ligamentum transversum pelvis*

und am Schambeine entspringen. Ein anderes Objekt (Fig. 420) zeigt gar keine queren, sondern nur bogenförmig verlaufende Faser-massen, welche zwischen Pars membranacea urethrae und dem M. sphincter ani externus profundus ausgebreitet liegen und an der fibröselastischen Lamelle, welche am absteigenden Schambeinaste inseriert, ihre Ursprünge haben. Zuckerkandl beschreibt die Züge, wie folgt: „Der M. transversus perinei profundus, der in diesem Falle ohne Unterbrechung durch eine Raphe perinei die Mittelebene übersetzt und seitlich mit divergierend verlaufenden Bündeln gegen das Schambein ausstrahlt. Nach den Darstellungen Holls dürfte ein Teil dieser Muskulatur dem von ihm als M. compressor glandulae (Cowperi) bezeichneten Muskel angehören.“ Die Ansicht des Referenten geht dahin, dass in dem letzteren Fall der ganze Muskel als M. compressor glandulae Cowperi aufzufassen ist und der eigentliche M. transversus perinei profundus ganz fehlt, während im vorhergehenden Falle beide Muskeln deutlich vorhanden sind. Dieser Fall (Fig. 421) zeigt übrigens klar, dass, wie Referent geschildert hat, die Muskelmasse des Diaphragma urogenitale aus drei deutlich voneinander sich unterscheidenden Muskelzügen aufgebaut ist: 1. aus dem queren M. transversus perinei profundus, 2. aus den bogenförmigen Fasern des M. compressor glandulae Cowperi und 3. aus dem M. sphincter urethrae membranaceae. Dass in dem Zuckerkandlschen Falle die Cowper Drüsen nicht im Compressor liegen, spricht nicht gegen das Vorhandensein dieses Muskels, sondern würde nur verlangen, dass der Muskel in solch einem Falle anders zu bezeichnen wäre. In Fig. 420 sind ausser dem M. compressor im Winkel zwischen den Radices penis und dem Bulbus urethrae jederseits zwei querverlaufende Muskelbündel zu sehen, welche nach ihrer Lage als M. transversus urethrae (vielleicht im Sinne Lesshafts) bezeichnet werden können.

Kalischer giebt an, dass der M. transversus perinei profundus beim Weibe, wenn er überhaupt vorhanden, nur schwach angedeutet und wenig entwickelt sei: es fehlt der Platz und die Funktion für derartige Muskeln. Beim männlichen Individuum seien die Muskeln in engster Nachbarschaft mit dem M. sphincter urogenitalis, was beim weiblichen Geschlechte nicht der Fall ist. Nach demselben Autor ist die ursprüngliche Entstehungsweise des M. urethro-transversalis, (so bezeichnet Kalischer den M. transversus perinei prof.) und des M. sphincter urogenitalis eine gemeinsame. Vom Centrum tendineum gehen Muskelbündel aus, welche die Urethra umfassen, einzelne Bündel aber wenden sich seitlich und diese sind die Anfänge des M. urethro-transversalis.

(Der *M. transversus vaginae* Lesshafts sei nach Kalischer ein Teil des *M. transversus perinei profundus*.

Eggeling fasst als *M. transversus perinei* alle jene Muskelzüge auf, die auf beiden Seiten von der Sitzbeinleiste entspringen und in transversaler Richtung nach der Mittellinie hinziehen, aber in den Zwischenraum zwischen den beiden Sphinkteren vom Enddarm und Urogenitalkanal. Faserzüge also, die an die Ventralseite des Sinus urogenitalis herantreten, gehören nicht in das System der *Mm. transversi perinei*. Dieser Definition entsprechend fand Eggeling unter den Tieren nur bei Anthropoiden einen *M. transversus perinei*, den er durch Annahme einer Wanderung von Muskelfasern längs des Schambogens ableitete. Ob dieser *M. transversus* der Anthropoiden nun aber dem *M. transversus medius* oder *profundus* homolog ist, dürfte schwer zu entscheiden sein. Eggeling sagt weiter, dass überhaupt eine Unterscheidung zwischen *medius* und *profundus* nur von Lesshaft durchgeführt, von den anderen Autoren aber nicht aufgenommen worden sei. Der *M. transversus superficialis* ist vielleicht ein selten vorkommender Rest subkutaner Muskulatur. Eggeling hält es für richtiger, nicht mehrere *Mm. transversi perinei*, die doch in ihrem Vorkommen und ihrer Gestalt vielfach wechseln, zu beschreiben. Er möchte vielmehr sagen: „Es existiert eine Gruppe querverlaufender Muskeln zwischen Enddarm und Urogenitalkanal. Diese entspringen in verschiedener Höhe am absteigenden Schambein- und aufsteigenden Sitzbeinaste und können sich so in verschiedenen Schichten darstellen. Die Muskelbündel durchqueren das Becken in transversaler Richtung. Nahe der Mittellinie angelangt, senken sie sich zum Teil in den *M. bulbo cavernosus* oder *M. sphincter ani externus* ein. Der Rest verschmilzt mit entsprechenden Partien der anderen Seite in einer medianen Raphe.“ Zu diesen Angaben erlaube ich mir zu bemerken, dass die Scheidung der Damm-muskeln in einen *profundus* und *superficialis* (= *medius* Lesshaft) nicht von Lesshaft vorgenommen wurde, sondern eine althergebrachte ist; sie gründet sich wohl hauptsächlich darauf, dass jeder dieser Muskeln in einem selbständigen Fascienfach untergebracht ist und jeder Muskel von einem ihm eigenen Nerven innerviert wird. Den Lesshaftschen *M. transversus vaginae* sieht Eggeling, wie Lesshaft selbst, Tschaussow und Ref. nur als einen Teil des *M. transversus perinei profundus* an.

Thompson erwähnt, dass der *M. transversus perinei profundus* auch fehlen könne und dieses sei häufiger bei weiblichen als männlichen Individuen der Fall.

Popowsky erwähnt bei seinen Angaben über die Entwicklung

der Dammuskulatur einen *M. transversus perinei* „profundus“ nicht; er spricht nur von einem *M. transversus perinei*. Bei der Anführung der Variationen des *M. levator ani* giebt er folgendes an: „Wenn die vorderen Bündel des *M. levator ani* eine sehr innige, untrennbare Verbindung mit dem *M. urethralis* eingehen, sodass es scheint, als ob beide Muskeln zum membranösen Teil der Harnröhren gehören — eine Variation, die freilich sehr selten vorkommt, — so haben wir den *M. transversus perinei profundus*, als *Pars urethralis*, den Afterheber Luschkas vor uns.“ Diese Angabe ist dem Referenten unverständlich.

Was die Lagerung der Cowperschen Drüsen anbelangt, so gaben Referent und Tschaussow an, dass sie im *M. compressor gland. Cowperi* liegen; beim Erwachsenen, wo sich bisweilen Fasern dieses Muskels mit Fasern des *M. transversus perinei profundus* verflechten, liegen sie in dieser Verflechtung; bisweilen bei starker Entwicklung des queren Muskels umgiebt letzterer allein diese Organe. Zuckerkandl bildet in seinem topographisch-anatomischen Atlas (Fig. 415 und 420) die Drüsen im *M. transversus perinei profundus* liegend ab. Von diesem Muskel zieht eine Portion vor, die andere hinter der *Glandula bulbourethralis* und nur eine dünne Schicht des Muskels überzieht die ventrale Fläche der Drüse (Fig. 419). Kalischer fand als häufigsten Befund, dass der *M. sphincter urogenitalis* den grössten, die *Mm. transversi perinei profundi* einen kleinen Teil der Drüsen enthalten. Nach Merkel liegen die Drüsen zu beiden Seiten der vorderen Enden der Raphe der *Mm. transversi perinei profundi*.

b) *M. sphincter urethrae membranaceae*.

Eggeling möchte unter dem *M. urethralis* (= *M. sphincter urethrae membranaceae*) eine im wesentlichen ringförmige Hülle der *Pars membranacea urethrae* darstellen, deren Fasern wohl zum Teil in schräge und longitudinale Richtung sich umordneten, aber keine Verbindungen mit dem Skelet gewannen. Kaudalwärts steht der *M. urethralis* im Zusammenhange mit dem *M. bulbocavernosus*. Diese Beziehung sei eine primitive und zeigt, dass beide Muskeln aus einem einfachen *M. sphincter urogenitalis* sich ableiten. Der letztere wieder sei ein Differenzierungsprodukt eines ursprünglichen *M. sphincter cloacae externus*.

Referent gab an, dass der Muskel sphinkterartig die ganze *Pars membranacea urethrae* umgebe; er erstreckt sich auch noch auf einen Teil der Prostata. Er wird in folgende Abschnitte eingeteilt: 1. *M. com-*

pressor gland. Cowperi; 2. *M. sphincter urethrae membranaceae*; 3. *M. sphincter urethrae prostaticae*.

Waldeyer benennt die um die Harnröhre liegende Muskulatur als gestreiften, willkürlichen Schliessmuskel der Harnröhre, *Sphincter urethrae striatus*, *Rhabdosphincter urethrae*; er ist der wesentlichste Teil des *M. trigoni urogenitalis*.

Kalischer trennt den *M. sphincter urogenitalis* (= *M. constrictor canalis urogenitalis*) in drei Abschnitte, als *Pars anterior* s. *Cowperica*, *Pars media* und als *Pars posterior* s. *prostatica*, wobei stets daran zu denken sei, dass diese Muskelabschnitte Teile eines einzigen zusammenhängenden Muskels bilden. Diese drei Abschnitte entsprechen den einzelnen Muskeln, in welche Ref. den *Constrictor canalis urogenitalis* zerlegt hat.

Der *M. compressor glandulae Cowperi* entspringt nach Angabe des Referenten mit zum Teil sich kreuzenden Fasern in dem Winkel der *Corpora cavernosa penis* von der dorsalen Seite der *Membrana intercruralis*; die Fasern umgreifen die Harnröhre und verbinden sich hinter derselben mittelst einer Raphe, welche mit der von den *Mm. transversi perin.* prof. hergestellten zusammenfliesst; lateral gelegene Fasern verflechten sich mit dem letztgenannten Muskel. Der *M. compr. gl. C.* ist oft auf einige Bündel reduziert. Bei guter Ausbildung zeigt er eine bedeutende Flächenentwicklung; in diesem Falle geschieht es dann fast immer, dass seine seitlich gelegenen Fasern unter der Harnröhre nicht mehr zur Vereinigung kommen, sondern sich nach unten aussen richten, immer feiner werden, um meist mittelst feiner elastischer Sehnen sich an der Innenfläche des Schambeinastes festzusetzen. Diese Bündel sind es, welche Referent dem von Lesshaft beschriebenen *M. transversus urethrae* gleichgestellt hat. (Wie später erörtert wird, ist diese letztere Angabe wahrscheinlich nicht richtig und entspricht Lesshafts Muskel dem *M. ischiopubicus*.) Diese Fasern und jene Fasern des später zu beschreibenden *M. sphincter urethrae membranaceae*, welche sich an die benachbarten Gefässe mittelst elastischer Sehnen ansetzen, sind es jedenfalls, welche Kalischer als abgefaserte Teile der *Pars anterior urethrae* s. *Cowperica* beschreibt. Die merkwürdigen Angaben Kalischers über diese Fasern seien ohne weiteren Kommentar angeführt: „Aber diese Muskelfasern erreichen den Knochen nicht; sie enden früher im Bindegewebe oder in der Nähe grosser Gefässe; eine Funktion besitzen sie nicht. Die Abweichung einzelner Muskelfasern vom cirkulären Verlaufe kommt dadurch zustande, dass beim Wachstum des Beckens durch Vergrösserung des Schambogens ein Zug auf

das zwischen Knochen und Muskelring gelegene Bindegewebe ausgeübt wird. Dieser Zug setzt sich auf den Muskelring fort; dieses Moment, sowie die bei Erwachsenen wechselnde Füllung der Blutgefäße bewirken eine Zerrung und Zerreissung der oberflächlichsten Muskelfasern, die infolgedessen einen unregelmässigen Verlauf nehmen, auch scheinbar von den Gefässen ev. Bindegewebszügen entspringen. Auch die häufige Kontraktion des Muskelringes kann leicht, wenn die oberflächlichsten Schichten desselben mit dem umgebenden Bindegewebe in den Rahmen des Arcus pubis fest eingefügt sind, eine Zerreissung der äussersten Ringfasern herbeiführen, indem dieselben den Kontraktionszügen der inneren Fasern nicht folgen können“.

Bei der als *M. sphincter urethrae membranaceae* im engeren Sinne des Wortes bezeichneten Abteilung des *M. sphincter urethrae* finden sich, wie Referent angab, auch mikroskopische Längsbündel vor (*M. ischiourethralis impar* Pferd, Hund). Kalischer fasst die Längsmuskelfasern im Sphincter des Weibes als Fortsetzung und Ausläufer der Ringfasern auf, die sich hinter der Harnröhre bis gegen die Blase erstrecken. Waldeyer schliesst sich der Angabe des Referenten bezüglich des Vorkommens der Längsbündeln, welche die Sphinkterfasern von *Lig. transversum pelvis* bis fast zur Harnblase bilden, an, und stimmt dem Referenten bei, wenn er diesen Fasern lediglich die Wirkung einer Verkürzung der Harnröhre zuschreibt und mit Tschaussow die Existenz von Dilatatorfasern in Abrede stellt. Kalischer ist auch nicht geneigt, einen Dilatator anzuerkennen.

Den Ausdruck *Ligamentum transversum pelvis* Henle findet Waldeyer nicht glücklich gewählt; das was man unter „Pelvis“ versteht ist so gross gegen diese kleinen fibrösen Streifen, dass man die Beziehungen beider zu einander nicht recht einsehe. Besser würde sein: *Ligamentum praeurethrale*, welchen Namen Waldeyer vorschlägt.

Beim weiblichen Geschlecht besteht der *M. sphincter urogenitalis* nach Kalischer aus zwei Abschnitten: *Pars urethralis* und *Pars urethrovaginalis*; erstere entspreche der *Pars media* des Sphinkters des Mannes; letztere der *Pars trigonalis* der Waldeyerschen Einteilung, nach welcher der Sphinkter aus einer *Pars praetrigonalis*, *trigonalis* und *supratrigonalis* bestehe. Der *M. urethrovaginalis* ist kein vollständiger Ringmuskel, denn hinten endigt er im *Septum perineale*. Die vorderen, oberflächlichsten Fasern des Muskels sehe man nicht selten in die Bartholinschen Drüsen eindringen. Beim Weibe werde die Hauptmasse der Bartholinschen Drüsen samt den *Bulbi vestibuli* vom *M. bulbocavernosus* zugedeckt.

Popowsky führt eine Reihe von Variationen des *M. urethralis* an, deren Genese er auf Grund seiner entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, sowie der Befunde der vergleichenden Anatomie zu erklären versucht. 1. Wenn der untere Teil des *M. urethralis* in ein besonderes Muskelbündel abgeteilt wird, welches von der inneren Oberfläche des aufsteigenden Astes des Sitzbeines seinen Anfang nehmend, quer zum *Bulbus urethrae* übergeht, wo er sich befestigt, so haben wir einen anormalen Muskel vor uns, der von Santorini unter dem Namen *M. ejaculator novus* s. *elevator urethrae* beschrieben worden ist. 2. Wenn der obere Teil des *M. urethralis*, welcher von dem absteigenden Schambeine beginnt, mehr oder weniger vollständig in seinem unteren Teile getrennt wird, der von dem aufsteigenden Aste des Sitzbeines entspringt, wobei beide Teile aus quer zur Prostata sich hinziehenden Bündeln bestehen, so haben wir die *M. prostatici superiores et inferiores Winslows* oder die *Mm. transversi prostatae Walthers, Günthers* vor uns. 3. Wenn der obere Teil des *M. urethralis* sich als mehr oder weniger selbständiges Muskelbündel von dreieckiger Form abteilt, welches mit einer rundlichen Sehne von der inneren Seite der *Symphysis ossium pubis* beginnend, sich nach hinten biegt, von der Seite die *Pars membranacea urethrae* umfasst und sich unter ihr mittelst einer Sehne mit dem Muskelbündel der entgegengesetzten Seite vereinigt, so haben wir den *M. Wilsonii* vor uns. 4. Wenn aber dasselbe obere Bündel des *M. urethralis*, nachdem es seine Verbindung mit dem Skelet gelöst hat, aus der *Fascia* und aus den Wänden des *Plexus venosus Santorini* entspringt, die *Pars membranacea urethrae* umgibt und auf der oberen Fortsetzung des *Septum perineale* endet, so haben wir den *M. constrictor urethrae membranaceae* im Sinne Lesshafts vor uns. 5. Wenn der untere Teil des *M. urethralis*, welcher den Schambeinwinkel einnimmt, sich mehr oder weniger vollständig vom oberen Teile absondert, der um den membranösen Teil der Harnröhre gelegen ist, so haben wir den *M. transversus perinei profundus* der Autoren vor uns. In diesem Falle giebt man dem oberflächlich gelegenen *M. transversus* die Benennung *Superficialis*. 6. Wenn im letzteren Falle der übrige obere Teil des *M. urethralis* sich als aus ringförmig um die *Pars membranacea urethrae* gelegenen Fasern bestehend darstellt, die an den Wänden des *Plexus venosus* befestigt sind, so haben wir den *M. orbicularis Jarjavays* vor uns. 7. Wenn im letzteren Falle der übrig bleibende obere Teil des *M. urethralis* als aus drei Schichten bestehend erscheint, einer oberen (*Stratum superius*), welche quer über der *Pars membranacea urethrae* zwischen den *Ligamenta prostatica* gelegen ist, einer unteren

Schicht (*Stratum inferius*), die sich unter ihr befindet, und einer mittleren Schicht (*Stratum internum circulare*), welche aus rund um die *Pars membranacea* gelegenen Fasern besteht, so haben wir den *M. constrictor isthmi urethralis* im Sinne J. Müllers vor uns. 8. Wenn der obere Teil des *M. urethralis* sich in ein mehr oder weniger selbständiges quer über dem membranösen Teil der Harnröhre verlaufendes Muskelbündel absondert, welches an den herabsteigenden Ästen des Schambeines befestigt ist, so haben wir den *M. transversus Lesshafts* vor uns. 9. Wenn beim Weibe der hintere untere Teil des *M. urethralis*, der aus quer sich hinziehenden, an der inneren Oberfläche der absteigenden Äste des Schambogens befestigten Fasern besteht, in ein mehr oder weniger selbständiges Bündel abgeteilt wird, welches eine feste Verbindung mit der vorderen Wand zur Scheide erlangt, so haben wir den *M. transversus vaginae Lesshafts* vor uns. — Alle diese Variationen tragen unzweifelhaft einen progressiven Charakter an sich, da sie einer fernerer Differenzierung des *M. urethralis* zustreben, als deren Resultat die Absonderung seiner einzelnen Muskelbündel in einen mehr oder weniger selbständigen Muskel erfolgen kann, welcher eine sowohl in morphologischer als auch in funktioneller Hinsicht eigene Individualität gewinnt.

Diese Auseinandersetzungen Popowskys bedürfen wohl keiner eingehenderen Erörterung.

M. ischiopubicus.

Von neueren Autoren gehen nur Waldeyer, Thompson auf eine nähere Beschreibung des Muskels ein und die Angaben dieser stimmen mit den vom Referenten über diesen Muskel mitgeteilten Angaben überein. Kalischer giebt an, dass er den Muskel weder beim Kinde noch beim Erwachsenen gesehen habe; wohl aber bei Affen und Hunden.

In seiner Arbeit: „Die Muskeln und Fascien des Dammes“ hat Referent angegeben, dass Lesshaft unter dem Namen *M. transversus urethrae* einen Muskel beschreibt, welcher mit dem *M. ischiopubicus* zu identifizieren wäre, mit Rücksicht darauf, dass Lesshaft angiebt, dass diesen Muskel schon Santorini gesehen hat, dass er beim Hunde stark entwickelt sei etc. Der *M. transversus urethrae* Lesshafts entspreche aber nicht dem *M. ischiopubicus*, da jener sich in vielen Punkten ganz anders verhält als dieser. So giebt Lesshaft bei der Beschreibung des Verlaufes seines Muskels an, dass seine Fasern sich zur Vorderfläche der Harnröhre begeben und dass, an der Harnröhre angelangt,

die oberen Fasern des Muskels mit ähnlichen Fasern der entgegengesetzten Seite sich begegnen, sich miteinander und teilweise mit einem Bindegewebsstreifen verflechten, welch letzterer mit der Vorderfläche der Harnröhre verschmilzt. Die unteren Fasern richten sich mehr nach vorn, gehen über die Vena dorsalis penis und unter dem Rande des Lig. arc. pubis zur Fascia penis, wo sie endigen. Der Muskel sei vor dem M. transversus perinei profundus und der Urethra gelagert etc., unter ihm liege das Lig. triangul. urethrae (Lamina prof. fasciae ano-perinealis propriae). Diese Angaben Lesshafts über das Verhalten des M. transversus urethrae waren mit den Befunden des Referenten über den M. ischiopubicus nicht in vollen Einklang zu bringen; es gab sich Referent der Meinung hin, dass der M. transversus urethrae Lesshafts einen Teil des M. sphincter urethrae membranaceae darstelle. Auch die Lesshaftsche Abbildung schien Referenten dafür zu sprechen. Referent hat nun nochmals die Lesshaftsche Angabe durchgesehen und ist nun weniger aus der Beschreibung des Muskels als mit Rücksicht auf die von Lesshaft vorgebrachten Mitteilungen von Santorini, Houston, Kobelt, auf Grund seiner Mitteilung über das Verhalten des gleichen Muskels beim Hunde, nun doch der Meinung, dass der M. transversus urethrae Lesshafts, und der M. ischiopubicus identische Muskeln seien. Dem früher Erwähnten zufolge musste der Referent auch der Eggelingschen Angabe, dass der vom Referenten beschriebene M. ischiopubicus nichts anderes darstelle, als den von Eggeling beschriebenen M. ischiourethralis s. M. transversus urethrae Lesshaft, entgegen treten. Infolge der obigen vom Referenten gemachten Mitteilung sind also beide Muskeln identisch. Nach der Beschreibung, die Eggeling (l. c. pag. 465) über den M. ischiourethralis giebt, würde die Identität des M. ischiopubicus und des M. ischiourethralis wohl hervorgehen, aber es stehen einerseits Eggelings schematische Abbildungen des Muskels, andererseits die an anderen als an der oben angeführten Stelle vorkommenden Angaben Eggelings über den M. ischiourethralis, im Wege, die Gleichheit beider Muskeln anzuerkennen. So sagt z. B. Eggeling (pag. 621: „In der Aufstellung eines M. transversus urethrae muss ich Lesshaft auf Grund meiner vergleichend anatomischen Beobachtung durchaus beipflichten. Wir haben einen querverlaufenden Muskel, der vom Sitzbein zur Ventralseite der Harnröhre zieht, wo er zur Vena dorsalis in Beziehung tritt, vielfach beobachtet“ etc.; pag. 486 giebt Eggeling an, dass der M. ischiourethralis eine rein transversale Verlaufsrichtung besitzt. Der M. ischiopubicus ist, wenn man von der Verlaufsrichtung seiner Endsehne absieht, doch kein „querverlaufender“ Muskel. An

einer anderen Stelle (pag. 620) äussert sich Eggeling: „Seine Faser-richtung ist eine schräg median-ventrale. Bei diesem Verlaufe erlangt der Muskel fächerförmige Gestalt und lagert auf der ventralen Fläche der Harnröhre. Hier gehen die entsprechenden Muskeln beider Seiten in der Mittellinie ineinander über oder befestigen sich an einem bindegewebigen Streifen, der mit der Harnröhre in fester Verbindung steht. Ein Teil der Fasern umgreift die Vena dorsalis penis“. Wohl sagt Eggeling pag. 469, dass Kobelt den Ansatz des Muskels noch genauer hat feststellen können als ihm möglich war. Die Fasern der *Mm. ischiopubici* gehen, soviel Ref. beobachten konnte, niemals in der Mittellinie ineinander über; sie setzen sich ganz bestimmt nicht an einem bindegewebigen Streifen an, der mit der Harnröhre in fester Verbindung steht, denn das *Ligamentum transversum pelvis*, wohl gleichzusetzen dem bindegewebigen Streifen Eggelings, weist ganz andere Verhältnisse auf. Man vergleiche die Beschreibung des Muskels von Eggeling, mit der knappen, klaren Darstellung des Muskels durch Kobelt.

Wenn man die schematischen Abbildungen Eggelings a. a. O. pag. 471 und 472, Fig. 3 und 8 zweier Präparate von *M. ischiourethralis* des Hundes mit den Befunden des *M. ischiopubicus* am Menschen vergleicht, muss man aussagen, dass obwohl Eggeling nur den Anfangsteil des Muskels abbildet auch in diesen Teilen keine Ähnlichkeit zwischen den in Rede stehenden Muskeln vorhanden ist. Die von Eggeling zur bildlichen Darstellung gebrachten Muskeln entsprechen soweit nach der schematischen Zeichnung ein Urteil zulässig ist, nicht der genauen und besten Beschreibung und Abbildung des Muskels von Kobelt. Eggeling giebt pag. 469 selbst an, dass der *M. compressor venae dorsalis* des Hundes, wie ihn Kobelt darstellt, mit dem von ihm beschriebenen *M. ischiourethralis* übereinstimmt. Dies ist richtig. Die Kobeltsche Abbildung zeigt aber einen ganz anderen Muskel als Eggeling in seinen oben erwähnten Figuren. Der von Kobelt dargestellte Muskel (l. c. Taf. 2, Fig. 3) entspricht thatsächlich der Beschreibung, welche Kobelt über ihn giebt, und wohl der Angabe Eggelings pag. 465, nicht aber den von ihm auf pag. 454, 464 und 486 gemachten Bemerkungen. Nach diesen letzteren und aus den von Eggeling gegebenen Abbildungen zu schliessen, meinte Ref. anfangs, es handle sich vielleicht um einen Muskel, über welchen sich Kobelt (l. c. pag. 23), wie folgt äussert: „Beim Hunde entspringt ein schmaler Muskel, in Berührung mit dem *M. ischiocavernosus* an der hinteren Fläche des abgerundeten Endes des *Crus penis* und geht

nach innen und oben bald in eine platte, mit der anderseitigen gemeinschaftliche Sehne über, welche hinter der Einsenkung der Pars membranacea urethrae, wo die Venae bulbosae hervortreten, auf dem Rücken des Bulbus reitet, und somit diese Gefäße, wie die Riemen eines Tourniquets gegen die Zwiebel anpresst.“ Diesen Muskel hat aber Eggeling auch gesehen und beschrieben; er erwähnt auch, dass derselbe dem eben erwähnten Muskel Kobelts gleichzusetzen ist. Eggeling legt diesem Muskel keinen besonderen Namen bei und fasst ihn mit dem *M. ischio-cavernosus* zusammen.

Kobelts Beschreibung des *M. compressor venae dorsalis* (sc. *M. ischiopubicus*) lautet: „Er entspringt entweder nach innen vom Tuber ischii (Hund) oder von der hinteren Fläche des Rutenschenkels (Kater), läuft, mit dem anderseitigen konvergierend, und sich allmählich verjüngend gegen den Scheitel des Schossbogens und endet hier in eine schmale, bandartige Sehne, welche über der Vena dorsalis mit der anderseitigen zusammenfließt. Unmittelbar unter und hinter der Vene, die nur auf dieser kurzen Strecke unpaar erscheint, ist aber ein straffes, fibröses Bändchen von einer Seite nach der anderen quer herüber gespannt, gegen welches dieses rückführende Gefäß durch jene gemeinschaftliche Sehne angepresst werden muss.“ Das Verhalten der Endsehnen der Muskeln ist aber komplizierter als Kobelt und Ref. angegeben haben. Wie die Muskeln in die Nähe der Vena dorsalis penis und des oben von Kobelt erwähnten fibrösen Bändchens angelangt sind, geht jeder Muskel in eine Sehne über; jede Sehne spaltet sich in zwei Fascikel; das eine Fascikel inseriert an der Wand der Vena dorsalis bei ihrer Übersetzung des fibrösen Bändchens, woselbst die Wand der Vene mit diesem innig zusammenhängt; das andere Fascikel verbindet sich mit dem der anderen Seite und schickt Fortsätze aus, welche bei den Ansatzstellen des fibrösen Bändchens am Knochen sich inserieren und daselbst mit dem Bändchen sich verbinden. Bei der Beschreibung der *Mm. ischiopubici* des Menschen gab Ref. an, dass die Sehnen beider Muskeln stets erhalten bleiben und einerseits den fibrösen Überzug der unteren Umrandung der Symph. oss. pub. (*Lig. arc. inf.*), andererseits einen derben fibrösen Strang, *Lig. transv. pelvis* (Henle) darstellen. Mit dem *Lig. arc. inf.* hat nach neuerlicher Untersuchung die gemeinschaftliche Sehne der *Mm. ischiopubici* nichts zu schaffen. Der Topik nach würde das *Lig. transvers. pelvis* des Menschen dem fibrösen Bändchen (Kobelt) entsprechen, welches aber, wie oben angegeben, in innigster Beziehung zur gemeinschaftlichen Endsehne der *Mm. ischio-pubici* steht. (Kobelt hat, wie es scheint, in seiner Beschreibung die

Ausdrücke oben und unten verwechselt; die gemeinschaftliche Sehne liegt ventral, das Bändchen dorsal von der Vena dorsalis).

Ein *M. ischiourethralis* fehlt nach Eggeling den Anthropoiden; bei diesen tritt zum erstenmal ein *M. transversus perinei* auf. Derselbe Autor konnte unter den Prosimiern und bei *Lemur mongoz* einen *M. ischiourethralis* nachweisen; den Arktopitheken fehlt der Muskel; ebenso fehlt er den weiblichen Platyrrhinen; bei den männlichen Platyrrhinen ist er in derselben Gestalt erhalten geblieben wie bei den Carnivoren. Der Muskel fehlt den weiblichen Katarrhinen. Bei den männlichen Katarrhinen sei ein *M. levator penis* vorhanden, der ein Homologon des *M. ischiourethralis* der Carnivoren darstelle. (Der *Levator penis* entspringt nach Eggeling vom *Tuber. ischii* eng verbunden mit dem *M. ischiocavernosus*; er liegt auf der Ventralfläche des Penis; die Fasern verfolgen vom Ursprung einen schräg kaudal- und medianwärts gerichteten Weg. An der Stelle, wo die *Crura penis* sich vereinigen, treffen auch die von beiden Seiten kommenden Muskeln in der Mittellinie aufeinander und verschmelzen. Von hier aus erscheinen sie fortgesetzt durch eine lange, schmale, bandförmige Sehne, die sich auf dem Penisrücken hinzieht bis zur Basis des Plexus. Hier geht sie über in die aponeurotische Umhüllung des Penis. Die grossen Venenstämme der Rute werden von dem paarigen Muskel und seiner Endsehne bedeckt. Diesen Muskel homologisiert, wie erwähnt, Eggeling mit dem *M. ischiourethralis*, indem er sagt (l. c. pag. 572): „Der Muskel hat denselben Ursprung wie der *M. ischiourethralis* und wendet sich wie dieser nach der Mittellinie hin, um daselbst an einer gemeinschaftlichen Endsehne sich zu befestigen. Die abweichende Lage des *M. levator penis* ausserhalb des Beckens, sein schräg medianwärts und kaudalwärts gerichteter Verlauf und die Befestigung seiner verlängerten Endsehne nach der Spitze des Penis hin, sind aus den beiden oben erwähnten Faktoren, die auch neue funktionelle Bedingungen schufen, zu erklären. Wir halten demnach den *M. levator penis* der Katarrhinen für ein Homologon des *M. ischiourethralis* der Carnivoren etc.“ Referent kennt den *M. levator penis* der Katarrhinen nicht aus eigener Anschauung. Wenn Ref. die von Eggeling gegebene Beschreibung des Muskels mit den thatsächlichen Befunden des *M. ischiourethralis* der Carnivoren vergleicht, kommt Referent für seinen Teil zu dem Schlusse, dass keine Verwandtschaft zwischen beiden angeführten Muskeln existiert. Referent wagt über die Homologie des Eggelingschen *Levator penis* nichts weiter auszusagen; nur mit Reserve führt er an, dass beim Pferde die *Mm. ischiocavernosi* sich auf den Rücken des Penis begeben und eine Strecke

weit eichelwärts ziehen. Henle beschreibt beim Menschen Bündel der äusseren Lage des *M. ischiocavernosus*, welche von dieser durch einen grösseren Zwischenraum getrennt sein können und auf den Rücken des Penis gehen (nach Henle = *M. levator penis* J. Müller); sie können sich aber auch von beiden Seiten her in einer medianen, platten, quer über die *Vena dorsalis superficialis* hinziehenden Sehne vereinigen).

Schliesslich mag noch erwähnt werden, dass Eggeling dem *M. ischiourethralis* besondere Bedeutung beilegt, da er ihn als primitiven Rest des ursprünglichen *M. ischiocavernosus* ansieht. In gleicher Weise erscheint Eggeling auch beim Menschen das Vorkommen eines *M. transversus urethrae* Lesshaft (sc. *M. ischiopubicus*) als ein charakteristischer, morphologisch hervorragend wichtiger Befund, da er das Überbleibsel einer ersten Differenzierung des primitiven *M. sphincter cloacae* darstellt. Die *Mm. ischiourethrales* entstehen aus dem *M. ischiocavernosus* in der Weise, dass deren gemeinsame Endsehne sich sondert und in Beziehung zu der *Vena dorsalis penis* s. *clitoridis* tritt.

Im nachfolgenden giebt Referent eine Zusammenstellung der Litteraturangaben über den *M. ischiourethralis* verschiedener Tiere.

1. K. Günther, Die topographische Myologie des Pferdes. Hannover 1866.

α) Muskeln der männlichen Genitalien (pag. 103).

a) *M. ischioglandularis* d. M., der Sitzbein-Drüsenmuskel. Plan supérieur du muscle de Wilson. Er ist ein platter Muskel, der aus dem *M. urethralis* hervorgeht, die obere Fläche der Cowperschen Drüsen deckt und nach rückwärts an den Harnschneller angrenzt.

b) Der *M. ischiourethralis* d. M., der Sitzbein-Harnröhrenmuskel; Ischio-urétral. Er hat seine Lage an der unteren Fläche des Beckenstückes der Harnröhre und erstreckt sich von dem hinteren Ende der Sitzbeinfuge, wo er sehnig entsteht, bis fast zum Blasenhalse und wird in seinem vorderen Ende vom Harnröhrenmuskel umschlossen.

β) Muskeln der Scheide (pag. 107).

Der *M. retractor vaginae*, der Rückwärtszieher der Scheide, entspricht dem Sitzbeinharnröhrenmuskel der männlichen Tiere. Er ist ein platter Muskel, der an der unteren Fläche des hinteren Teiles der Scheide seine Lage hat und sich vom hinteren Ende der Sitzbeinfuge bis vorderhalb der Einmündung der Harnröhre erstreckt. Er grenzt nach aussen an den Zurückzieher des Afters, deckt neben der Medianlinie die Nerven des Kitzlers und wird bedeckt vom Heber

der Scheide. Er entspringt vorderhalb der Clitoris am hinteren Rande der Sitzbeinfuge, läuft von hier aus fächerförmig an der unteren Seitenfläche der Scheide nach vorn und endet oberhalb der Einmündung der Harnröhre an der unteren Fläche dieser und an der unteren Wand der Scheide.

2. Fr. Müller, Lehrbuch der Anatomie der Haussäugetiere mit besonderer Berücksichtigung des Pferdes. Wien 1885 (3. Auflage).

• Muskeln des männlichen Pferdes (pag. 359).

a) Sitzbeinharnröhrenmuskel (*M. ischiourethralis* Chauveau, *Traité, d'anatomie comparée des animaux domestiques* Paris 1857, pag. 734). Schiebt man die Harnröhre an der Umbeugungsstelle zur Seite, so bemerkt man vom hinteren Rande des Sitzbeines beiderseits einen schönen roten Muskel den Anfang nehmen, welcher nach vorn verlaufend an der unteren Fläche der Cowperschen Drüsen und der Harnröhre endet; er drückt auf die Drüsen.

b) Unpaarer Sitzbeinharnröhrenmuskel, *M. ischiourethralis inferior impar*. Wenn man die Harnröhre vom Sitzbeinbogen abhebt, so bemerkt man noch einen unpaaren, deutlich ausgebildeten Muskel, welcher sehnig vom Sitzbeine zur unteren Fläche des Wilsonschen Muskels nach vorn verläuft und als Antagonist desselben zu betrachten ist.

Beim weiblichen Tiere finden die Muskeln keine Erwähnung.

3. A. Chauveau *Traité d'anatomie comparée des animaux domestiques*. (4. édition Paris 1890).

M. ischiourethralis = *M. compresseur des glandes de Cowper* (pag. 967). Nous adoptions l'opinion du M. Paulet, tant pour ce muscle (sc. *M. sphincter urétral*) que pour l'*ischiorétral*, que nous appellerons comme lui, plus exactement, muscle compresseur des glandes des Cowper. — Ce muscle se compose de deux plans fibres, l'un supérieur, l'autre inférieur, confondus sur la périphérie des glandes de Cowper. Le plan supérieur se continue, pour ainsi dire, avec la partie, supérieure du sphincter urétral. Le plan inférieur s'attache, en arrière, per quelques fibres aponeurotiques à l'arcade ischiade.

4. Ellenberger und Baum. *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere*. 9. Aufl. Berlin 1900.

a) Muskeln beim männlichen Pferde. (pag. 544).

Die *Mm. ischiourethrales*, Sitzbeinharnröhrenmuskeln sind drei Muskeln, welche vom Sitzbein an das Beckenstück der Harnröhre gehen.

a) Die *Mm. ischioglandulares*, seitliche Sitzbeinharnröhrenmuskeln, stellen breite, aus locker verbundenen Bündeln bestehende Muskeln dar, die zwischen den *Mm. ischiocavernosi* und dem Beckenstücke der Urethra liegen. Sie entspringen am Sitzbeine und auf den *Crura penis*, bedecken die Cowperschen Drüsen ventral und enden teils seitlich an der *Tunica fibrosa* der Urethra, teils treten sie an die ventrale Fläche der Harnröhre und verlieren sich im *M. urethralis*.

b) *M. ischiourethralis impar*, der mittlere unpaare Sitzbeinharnröhrenmuskel entspringt median an der ventralen Fläche der Sitzbeine hinter der Anheftung der *Ligg. suspensoria penis* mit einer flachen Sehne, tritt dorsal in das Becken und bildet einen schwachen Fleischkörper, der an der ventralen Fläche der Harnröhre blasenwärts läuft und sich im *M. urethralis* verliert.

ρ) Muskeln der männlichen Wiederkäu. (pag. 547.)

Der *M. ischioglandularis* wird vom *M. bulbocavernosus* umhüllt; meist sind die Muskeln von denen des Pferdes nicht verschieden.

γ) Muskeln der männlichen Schweine. (pag. 549).

Die Muskulatur stimmt beim Schweine im wesentlichen mit der des Rindes überein.

δ) Muskeln der männlichen Carnivoren. (pag. 551).

Vor dem *M. ischiocavernosus* laufen jederseits schwächere, am Sitzbeinhöcker entspringende Muskeln (welche der Lage nach den *Mm. ischiourethrales laterales* entsprechen) medianwärts und treten auf der Sitzbeinfuge an einen mit dem Penis in Verbindung stehenden fibrösen Apparat, welcher die Dorsalvenen des Penis umschliesst. Durch diese Muskeln kann willkürlich auf den Verschluss der genannten Venen gewirkt werden. (*M. compressor venae dorsalis penis*).

Die Muskeln der weiblichen Geschlechtsorgane entsprechen im wesentlichen denen der männlichen Geschlechtsorgane. Der *M. ischiourethralis* stellt bei weiblichen Tieren einen ganz schwachen Längsmuskel, Rückwärtszieher der vorderen Scheidewand, dar. Der *M. ischioglandularis* ist zuweilen angedeutet.

5. Ellenberger und Baum. (Systematische und topographische Anatomie des Hundes. Berlin 1891).

Angabe des Befundes beim männlichen Hunde. (pag. 347).

M. ischiourethralis (Seitlicher Sitzbein-Harnröhrenmuskel). Es ist ein paariger, schwacher Muskel, der oral vom *M. ischiocavernosus* am *Tuber ischiadicum* entspringt, ventral und medial verläuft und an der Symphyse des Sitzbeines an einen mit dem

Penis in Verbindung stehenden, fibrösen Apparat tritt, der die Dorsalvenen des Penis umschliesst. Beim weiblichen Tiere wird der Muskel nicht erwähnt.

6. L. Franck, Handbuch der Anatomie der Haustiere, 3. Auflage, herausgegeben von P. Martin, Stuttgart 1892.

Männliche Tiere:

a) Pferd. (pag. 754).

a) M. ischiourethralis impar. Müller. Der unpaare Sitzbein-Harnröhrenmuskel. Französisch: Ischio-urétral. Es ist dies ein schmaler unpaarer Muskel, der in der Mitte des hinteren Gesässbeinausschnittes mit schwacher Sehne entspringt, an der unteren Wand des Beckenteiles der Harnröhre nach vorne verläuft und in der Nähe des Blasenhalbes mit dem Wilsonschen Muskel verschmilzt. Er verkürzt das Beckenstück der Harnröhre und erweitert es.

b) Die paarigen Sitzbein-Harnröhrenmuskeln, Sitzbein-Drüsenmuskeln, laterale Portion des Muskels der Cowperschen Drüse. Diese kleinen Muskeln setzen sich am Sitzbeine und den Winkeln des kavernösen Körpers der Rute an und enden, indem sie die Cowpersche Drüse von unten und seitlich bedecken, an den Seitenwänden und der Unterfläche der Harnröhre.

c) Der Muskel der Cowperschen Drüse. Französisch: Plan-supérieur du muscle de Wilson. Es ist dies ebenfalls ein gepaarter Muskel, welcher die Drüse unmittelbar umhüllt und als Presse auf sie wirkt.

β) Wiederkäuer. (pag. 758).

a) Der Sitzbeinharnröhrenmuskel verhält sich ähnlich wie beim Pferde.

b) Der Muskel der Cowperschen Drüse ist vom Harnschneller umhüllt und oft mit ihm verbunden.

γ) Schwein. (pag. 761).

a) Der Sitzbeinharnröhrenmuskel verhält sich wie beim Pferde.

b) Der Muskel der Cowperschen Drüse bedeckt letztere wie beim Pferde.

δ) Fleischfresser. (pag. 764).

a) Der Sitzbeinharnröhrenmuskel ist wie beim Pferde sehr kräftig und paarig. Er beginnt an dem Gesässbeinhöcker und läuft gegen die Harnröhrenzwiebel, an deren dorsaler Wand er sich mit dem der anderen Seite vereinigt. Er umfasst die Rücken-

venen der Rute, welche bei seiner Zusammenziehung gepresst werden.

- b) Der Muskel der Cowperschen Drüse fehlt dem Hunde wie die Drüse selbst.

Weibliche Tiere.

(Pferd). (pag. 785.)

Der Rückwärtszieher der Scheide, *M. retractor vaginae* Günther ist das Homologon der Sitzbeinharnröhrenmuskeln des Hengstes. Er ist ein schwacher, platter Muskel, der am hinteren Ende der Gefäßbeinfuge entspringt, an der unteren Wand des Vorhofes nach vorne geht und sich in der Umgebung der Harnröhrenmündung verliert.

7. Paul Martin, Lehrbuch der Anatomie der Haustiere mit besonderer Berücksichtigung des Pferdes an Stelle des in 1. und 2. von Seitz, in 3. und 4. von Franck, in 5. Auflage von Martin herausgegebenen Handbuchs der Anatomie der Haustiere. Stuttgart. Lieferung 4. pag. 539.

Die Sitzbeinharnröhrenmuskeln, *Mm. ischiourethrales* entspringen am Sitzbein. Ihr medianer Teil geht an die Ventralfläche der Harnröhre, der laterale Zug bedeckt die Gland. bulbourethralis (*M. ischioglandularis*). Weitere Einzelheiten dieser Muskeln bei den Wiederkäuern und beim Schwein s. Bd. II. (Dieser Band ist bei Fertigstellung des Manuskriptes noch nicht erschienen; Ref.).

Aus dem Angeführten ergibt sich, dass die Autoren unter gleicher Benennung nicht dieselben Muskeln beschreiben und dass auch das Verhalten ein und desselben Muskels nicht in gleicher Weise beschrieben wird.

Der *M. ischiourethralis impar* Müller (Pferd), v. Franck-Martin (Pferd), Ellenberger und Baum (Pferd) und *M. ischiourethralis* Günther (Pferd) bezeichnen ein und denselben Muskel.

M. ischiourethralis Müller, Martin, *M. ischioglandularis* Ellenberger und Baum (Pferd), *M. compresseur des glandes de Cowper* Chauveau, paariger Sitzbeinharnröhrenmuskel, Sitzbeindrüsenmuskel, laterale Portion der Muskeln der Cowperschen Drüsen im Vereine mit dem Muskel der Cowperschen Drüsen v. Franck-Martin stellen ebenfalls identische Muskeln dar.

Der *M. ischiourethralis* (von Ellenberger und Baum beim Hunde beschrieben) ist ein ganz anderer Muskel als die vorhergehenden; er ist gleichzusetzen dem von Cuvier, beim Bären, Waschbären, Hunde und grünen Affen (*Compressor venae dorsalis*) und Houston beim Hunde, Dachse und Menschen, von Kobelt beim Hunde, Kater, Haus- und

Edelmarder und Iltis, von Lesshaft, dem Referenten und Eggeling bei Carnivoren und dem Menschen, von Santorini und Vlacovich beim Menschen beschriebenen Muskel. Von Lesshaft wird der Muskel als *M. transversus urethrae*, von Eggeling als *M. ischiourethralis*, von Vlacovich und dem Referenten als *M. ischiopubicus* bezeichnet. In der „Anatomie der Haustiere“ setzen Ellenberger und Baum bei der Besprechung der Muskeln der Carnivoren den von ihnen beim Hunde beschriebenen *M. ischiourethralis*, als der Lage nach gleich dem *M. ischioglandularis* (sc. *ischiourethralis lateralis*) des Pferdes und heissen ihn daselbst *M. compressor venae dorsalis*.

Der *M. ischiourethralis impar* Müller erinnert, wie Referent in seiner Abhandlung „Muskeln und Fascien des Dammes“ (pag. 241) angegeben, beim Menschen an im Sphincter urethrae membranaceae verlaufende Längsbündel, welche in der Gegend des Ligamentum transversum pelvis entspringen und oberflächlich im Constrictor gegen die Harnblase verlaufen; die Bündel sind auf mikroskopischen Schnitten deutlich sichtbar. (In der angeführten Abhandlung ist pag. 241, Z. 9 von unten und pag. 243 Z. 11 von unten neben *M. ischiourethralis* das Wort „impar“ beizufügen.

Der als *M. compressor glandulae Cowperi* von Ref. beim Menschen bezeichnete Muskel ist, wie schon angegeben wurde, gleichzustellen dem *M. ischiourethralis* Müller, compresseur des glandes de Cowper Chauveau, *M. ischioglandularis* Ellenberger und Baum etc.

Autorenregister.

Die fettgedruckten Zahlen beziehen sich auf den Text, die nicht fettgedruckten auf die Litteraturverzeichnisse.

A.

- | | | |
|---|---|--|
| <p>Abesser 568, 575.
 Adachi, B. 330, 337.
 Adami, S. G. 517, 563, 575.
 Adamkiewicz, A. 274, 280, 287, 288.
 Adolpi, G. A. 585, 615—617.
 Ahlborn, F. 973, 1020, 1029, 1030, 1078, 1079, 1089, 1090.
 Ahlfeld 697.
 Aichel, Otto 973.
 Aikanow 646.
 Albini, G. 85.
 Albrecht 217, 696, 697.
 Albrecht, E. 784, 785, 826, 865, 867, 905.
 Alcock, R. 973, 1003, 1027.
 Alessandrini 188, 202.
 Alezais 36, 39, 85, 138.
 Allis, E. P. 42—44. 270, 272, 330, 345—349, 351, 352, 973, 992, 1002, 1003, 1005, 1006, 1010, 1016, 1017, 1019, 1021, 1033—1035.
 Alt, Ad. 330, 339, 400, 402.
 Altmann 10, 143, 144, 176, 394, 396.
 Altuchow, N. W. 585, 617.
 Amalitzky, W. P. 594.
 Ancel, P. 89.</p> | <p>Andrews, H. R. 517.
 Andrusow, N. J. 592.
 Anile, A. 85.
 Anthony, R. 39.
 Aoyama 668.
 Apáthy 11, 638.
 Apolant 347.
 Argutinsky, P. 588, 662.
 Arnold 668.
 Arnold, C. A. 973.
 Arnold, Julius 85, 173—175, 180, 184, 185.
 Arnsperger 563.
 Arnstein 407, 409, 633, 641, 654, 659.
 Aschoff, L. 563, 575, 590.
 Ascoli, C. 85.
 Askanasy 668.
 Asp 316.
 Auerbach 656, 1063.
 Awerinzew, S. 590, 591, 592.
 Azenfeld, Th. 330, 376, 392, 393.
 Ayers, H. 974, 1015.</p> | <p>Ballowitz, E. 437, 442—445, 449, 450, 453, 455, 477, 692.
 Balogh 408, 418, 421.
 v. Bambecke 711, 735, 736, 774.
 Bancroft, F. W. 711, 747—750, 772.
 Bard, L. 574.
 Bardeen, Ch. R. 36, 228, 233, 254, 264, 267—269, 517, 536, 537, 566, 570, 572, 785, 830, 831.
 v. Bardeleben, K. 36, 68, 250, 437, 477, 478, 667, 697, 1115.
 Barfurth, D. 228, 253, 256, 517, 549, 553, 559, 574, 577, 735, 797, 831, 837, 896, 913, 919.
 Barpi, Al. 36, 39, 92, 139, 190.
 Bartels, M. 517, 644, 700, 702.
 Barton, J. K. 85.
 Bartram, E. 86.
 Bataillon, E. 517, 529, 563, 735, 817, 848, 849, 853, 864, 872.
 Bateson, W. 735, 925, 932.
 Baudelot 1034.
 Baum, H. 1113, 1165, 1169, 1170, 1172, 1173.</p> |
|---|---|--|

B.

- Bach, L. **330**, **331**, **365**—**372**.
 Bachmetjew, P. **735**, **847**.
 v. Baer, E. **239**, **240**, **970**.
 Balbiani **526**, **563**, **710**, **774**.
 Balfour, F. A. **230**, **234**, **974**, **1016**.

- Baumgartner, W. J. 437, 503, 507.
 Bayer 113, 114.
 Beale 189.
 Beard 423—430, 974, 1015, 1016, 1068, 1069.
 v. Bechterew, W. 331, 369.
 Bédart 81.
 Beddard, F. E. 86, 710, 755.
 Behrend 644.
 Bell 1018.
 Bellonci 974, 1006.
 Beloussow, A. 600, 601, 603—605.
 Belloy 948.
 van Bemmelen 232.
 Benda, C. 11, 437, 443—446, 451, 453, 459, 462, 465, 466, 472, 475, 477, 480—484, 494, 503, 504, 509—511, 516, 562.
 Benecke 751.
 van Beneden 668, 947, 948, 952.
 Benham, W. B. 191, 220.
 Bensen 563.
 Berdez 974.
 Berg, L. 600, 605.
 Berg, R. S. 517.
 v. Bergen 457.
 Bergh, R. S. 785, 797.
 Bergonié 81.
 Berkley 172, 659.
 Berlese, A. 517.
 Berlin 648.
 Bernard 36.
 Bernard, Claude 150, 151.
 Bernhard, M. 81, 331, 334.
 Bernheimer, St. 331, 357—360, 362—367, 369, 371, 374, 375.
 Bertacchini, P. 437, 456, 470, 471.
 Bertelli, D. 191, 213.
 Bethe, A. 274, 294, 300, 785, 897, 902, 943, 974, 1049.
 Bichat 220.
 Bickford, E. E. 974, 1062.
 Biedermann, W. 517, 547, 548, 572, 785, 867.
 Biéatrix, E. 191, 200—202, 204, 205, 208.
 Bietti, A. 331, 376.
 Bingham, J. J. 86.
 Birch-Hirschfeld, A. 785, 905.
 Bischoff 622.
 Bitter, G. 785, 886, 888.
 Bloch, L. 191.
 Blum 19, 1113, 1126.
 Bochenek, A. 274, 306, 974, 1009, 1103, 1107, 1108.
 Boehm 663.
 Böninghausen-Budberg, R. 86.
 Bolay, R. 92, 186, 187.
 Boll, F. 974, 1018.
 Bolk 60, 72, 518, 578.
 Bonheim, P. 191, 225.
 Bonne, Ch. 191, 222, 223.
 Bonnet 69, 232, 563, 575, 621, 637, 691, 947, 966.
 Bonnevie, K. 785, 819.
 Bonzelius 695.
 Bordage, E. 518, 550, 572, 573, 785, 835.
 Bordas, L. 86.
 Born 118, 121, 379, 408, 420, 421, 434, 710, 714—716, 719, 734, 740, 755—757, 759—761, 764, 772, 805.
 Botazzi 974.
 Botegas 641—643.
 Botezat, K. 86.
 Bouin 144.
 Bouin, M. 438, 501, 502, 712, 761, 762, 778.
 Bouin, P. 438, 501, 502, 946, 971.
 Boveri, Th. 614, 785, 806—816, 819, 839, 840, 850, 857, 870—872, 875, 881, 925, 932, 935, 936, 942, 943.
 Bovero, A. 86.
 Bowers, M. A. 974, 1036.
 Brachet 129, 672, 674.
 Bradley, O. Ch. 36.
 Braem, F. 974, 1077.
 Brandes 901, 974.
 Brandt 607, 615, 622, 644, 710.
 Braus 167, 168, 173, 233, 315, 578, 678, 974, 1002.
 Bredig, G. 785, 876, 878.
 Bremer 333.
 Bridge, T. W. 191.
 Brindley, H. H. 518.
 Broman, J. 437, 438, 443—451, 455—457, 462, 470, 472—475, 479, 482, 492, 493, 496—499.
 Browicz, T. 86, 92, 175, 179—184, 186, 274, 275, 314—319.
 Browning, W. W. 113.
 Brücke 649, 650.
 Brücher 116.
 Bruner, H. L. 192.
 v. Brunn 160, 407, 408, 413, 423, 459, 477, 481, 494, 518, 574.
 Bryn Mawz 518.
 De Bruyne 711, 735, 739, 740, 744, 748, 776.
 Bühler, A. 946, 963—967.
 Bütschli 459, 785, 800, 839, 865, 937.
 Bunge, R. 975, 977.
 Bunker, F. S. 975, 1020.
 Burckhardt 5, 16, 17, 975, 1009, 1018, 1029, 1033, 1041, 1043, 1078, 1082, 1098.
 Burne, R. H. 39, 86, 188, 975.
 Buy, J. 86.
 Bywater, H. 86.
- C.**
- Cabbibe, G. 86, 187, 188.
 Ramon y Cajal 139, 276, 282, 286, 407, 411, 655, 659, 660, 975, 992, 1069, 1063, 1066, 1069, 1078, 1079, 1096, 1098—1100, 1102, 1106, 1108, 1109.
 Calkins 506.
 Cambon 606.
 Cannieu 39, 40.
 Capparelli 659.

- Carlier 181, 316, 710, 774.
 Carnoy 291, 292, 667, 711,
 712, 715—717, 720, 723,
 741, 745, 746, 748, 753,
 757—763, 767, 773, 781.
 Carrière 558.
 Carucci, V. 40.
 Castex, E. 36.
 Castronovo 407, 409, 410,
 412, 416.
 Catois, E. 975, 1047, 1069
 —1071, 1076, 1079—1081,
 1084, 1085, 1094, 1102,
 1104.
 Caullery, M. 786, 788.
 Cavalie 58, 92, 187.
 Chabry 569.
 Chainé, J. 37, 40, 46, 47.
 Chanveau, A. 1113, 1169,
 1172, 1173.
 Charpy 165.
 Chiarugi 408, 428—430.
 Chievitz 221.
 Child, C. M. 786, 815, 831,
 869, 871.
 Chimri, L. 37.
 Cholodkowsky, N. 584, 592,
 593.
 Christian 68.
 Christiani, H. 518.
 Chuchanowsky 175.
 Chun 615.
 Church Stroebel, Ella 438,
 500.
 Ciaccio, G. V. 92, 114, 438,
 451.
 Cisoff 409.
 Citelli, S. 192, 221.
 Clapp, C. 975, 1020.
 Clark 949, 967.
 Clarke, W. 980, 1019.
 Clasen, F. 268.
 Claypole 711, 735, 738,
 744, 747, 774, 776.
 Clemens 206.
 Coggi 625, 976.
 Coghill, C. E. 976, 1009,
 1036.
 Cohn, F. 787, 903.
 Cohnheim, O. 19, 655.
 Cole, F. J. 976, 978, 1008,
 1009, 1020, 1021, 1024,
 1031, 1035, 1036.
 Colleville 86.
 Collin, B. 438, 502.
 Collinge, W. 976, 1018.
 Collins 1069.
 Colucci 692.
 Congdon, E. M. 793, 831,
 836.
 Conklin, E. G. 711, 786,
 923.
 Contejeau 550.
 Cordes, L. 86.
 Cornil 668, 946, 972.
 Corning, H. K. 37, 42—44,
 223, 232, 270, 273, 331,
 339, 341, 343—347, 349,
 350, 625.
 Correns, C. 786, 925.
 Cowper 1172, 1173.
 Cramer, A. 331, 361.
 Crampton, H. E. 786, 820,
 862, 904.
 Crauste 86.
 Crevatin, F. 331.
 Crisafulli, E. 976.
 Cruveillier 405.
 Cuneo, B. 40.
 Cunningham 711, 716, 717,
 753, 755, 761, 773, 976.
 Cutler, 456.
 Cuvier 202, 1147, 1172.
 Czermak 448.

D.
 Dall' Acqua, U. 40, 51, 53,
 57.
 Damascelli 559.
 Dandy 696.
 Davenport, C. B. 786, 855,
 868.
 David, J. 977, 1061.
 Davidoff 663.
 Davydoff, C. 786.
 Dawijdoff, C. 518, 543.
 Dawydow, K. 592.
 Dean 712, 750, 977.
 Deaver, J. B. 1113.
 De Gastani, L. 40.
 Deinika, D. J. 586, 624.
 Deiter 1049, 1051.
 Delage, M. 786.
 Delage, Y. 786, 818, 864,
 870, 872.
 Delafeld 298.
 Dendy 544.
 Derjugin, K. 588, 671, 588,
 670, 786, 849.
 Désourteaux 33.
 D'Evant, P. 40.
 Deyl, J. 977.
 Diamare, V. 86, 127—129,
 134, 140, 152.
 Dieckhoff 160, 162.
 Dieulafé, L. 86, 87, 171,
 1113, 1117, 1120, 1122,
 1123, 1129, 1130.
 Dimon, A. C. 786, 969.
 Disse, J. 407, 409.
 Dmitrijew, A. 594.
 Doellinger 202.
 Doenecke, F. W. 331, 378,
 379, 389.
 Doering 967, 968.
 Doflein, F. 786, 969.
 Dogiel, 139, 146, 409, 415.
 Dogiel, A. S. 587, 625, 633,
 654—657, 659, 660,
 Dohrn 206, 208, 230, 231,
 234, 331, 352—356.
 Dolbnja, J. P. 584.
 Donaggio, A. 275, 297.
 Donaldson, H. 977.
 Dragendorff 572.
 Dreyer 800, 865.
 Driesch, H. 518, 522, 523,
 528, 534—536, 553, 564
 —566, 569, 570, 573, 784,
 786, 787, 801, 810, 812,
 817, 829, 839, 873—875,
 879, 882, 920.
 Dröscher 202.
 Drüner, L. 40, 48, 49, 977,
 1010, 1022, 1036.
 Dsjarkowski 606, 607.
 Dubois 217, 220.
 Du Bois-Reymond, R. 40.
 Duchenne 81.
 Dudarew 599, 603.
 Dühring 800.
 Dujardin 454.
 Dunker, G. 787, 924.
 v. Dungen 924.

Dunn, R. C. 1114.
 Durlacher, M. 518.
 Dursy 622.
 Duvernoy 202.
 van Duynes 586.
 Dwight 68.
 Dwight, Th. 87.

E.

Eberth 167, 168, 202, 668, 977.
 v. Ebner 107, 108, 119, 120, 140, 184, 489, 529, 712, 767, 856.
 Ecker 209, 644.
 Ecker, A. 87.
 Edinger, L. 288, 369, 651, 977, 987, 992, 1018, 1028, 1049—1051, 1068, 1078—1082, 1084, 1085, 1091—1096, 1098, 1103, 1104, 1107.
 ver Eecke 148.
 Eggeling, H. 1113, 1117, 1120, 1122, 1126—1128, 1132—1141, 1146—1150, 1153, 1154, 1158, 1159, 1164—1168, 1173.
 Ehrlich 407, 409, 431, 992.
 Eimer 709, 763.
 Eisen, G. 438, 475.
 Eisig 815, 977.
 Eisler, P. 37, 40, 60, 67—69, 72, 228, 250, 251, 253, 265, 269.
 Ellenberger 119, 1113, 1165, 1169, 1170, 1172, 1173.
 Emery, C. 977, 1018.
 Endres 529, 530, 787.
 Engelmann 855.
 Engert, H. 228, 262, 263.
 Enriques, P. 87.
 Eppinger, H. 87, 181, 184.
 d'Erchia, F. 977.
 v. Erlanger 506.
 Eschricht 115, 649.
 Ewart, J. C. 977, 978, 992, 1005, 1017—1021, 1023.
 Exner, A. 87.

F.

Fajardo, F. 40.
 Faminzin 584, 609.
 Faussek, V. 192, 200, 204, 205.
 Favaro, L. 87.
 Fawcett, E. 37.
 Feliach 623.
 Felix 672—674.
 Fére, Ch. 787, 905.
 Ferron, M. 331.
 Fick, R. 68, 711, 714, 716, 755, 757, 758, 767, 773, 1131, 1132.
 Fiorani, P. L. 40.
 Fischel, A. 262, 557, 568, 575, 692, 787, 824, 841, 918.
 Fischer 202.
 Fischer, A. 5, 9—12, 16—21, 24, 25, 27, 29.
 Fischer, E. 331, 389, 471, 518, 582, 787, 920, 921, 1113, 1114, 1132, 1135, 1136.
 Fischer, J. G. 978, 1007, 1009.
 Fischer, Otto 40, 82, 83.
 Fish, P. 978, 1096, 1107.
 Fleischmann 700.
 Flemming, W. 4, 10, 15, 32, 181, 300, 312, 463, 464, 576, 615, 667, 668, 710, 714, 747.
 Flexner 526, 830.
 Foà, C. 518, 575.
 Focacci, M. 40.
 Foerss 403.
 Foot, Katherine 438, 500.
 Forsmann, J. 787, 885.
 Frankel, L. 787, 903.
 Fragnito 275, 297, 300.
 Fraise 836, 913.
 Francotte, P. 787, 872.
 Frank, L. 1114, 1171, 1172.
 Frankenhäuser 232.
 Fraser 182, 316.
 Frazer, J. C. 40.
 Frédéricq 863.
 Frerichs 699.
 Freund 701.

Friedländer 652.
 Fritsch, C. 978, 1010, 1015, 1060, 1068.
 Fritsch, G. 275, 287, 288, 293.
 Fritz, F. 978, 1065.
 Fritz, K. W. 332, 375.
 Fröhner 153.
 Frohmann 668.
 Frohse 68, 69, 70, 72, 228, 250—252.
 Froriep 238, 332, 354, 356, 978.
 Fuchs 377.
 Fuchs, H. 275, 313.
 Fuchs, L. 978.
 Fuchs-Wolfing 223.
 Fürbringer, A. 678.
 Fürbringer, M. 58, 60, 215, 270, 332, 345, 347, 352, 354—356, 978, 999, 1000, 1002—1004.
 Fürst, C. M. 275, 306, 455, 496.
 Fütterer, G. 93, 182—184.
 Fujinami, A. 518, 554, 574.
 Fuld, E. 518, 553, 787, 900.
 Fulton 711, 716, 753, 755.
 Fumagalli, A. 332, 384, 386.
 Fusari 130, 978, 992, 996, 1042, 1063, 1070.

G.

Gad, S. 332, 332, 384.
 Galeotti, G. 87, 143, 668, 787, 905.
 Gallemaerts 332.
 Galloway, T. W. 787, 846, 847, 868.
 Galton 74.
 Gaudy 87.
 Ganike, A. 591.
 Gardner, M. 588.
 Garman, H. 978, 1015.
 Garman, S. 978.
 Garnier 143, 144.
 Garten, S. 785, 905.
 Gaskell, W. H. 855, 978, 1039, 1051.
 Gathy 712, 724—727, 769, 773.

- Gaule, Alice 93, 166.
 Gaupp, E. 87, 93, 112—114, 183, 167—169, 192, 209, 210, 234, 978, 1044, 1065, 1077.
 Gebhard, W. 518, 519, 555, 787, 900.
 Gegenbaur 49, 51, 60, 62, 74, 75, 87, 95—99, 101 —103, 105, 108—112, 116, 117, 124, 166, 192, 195—197, 206, 208, 213 —215, 218, 219, 234, 240, 346, 693, 719, 999, 1001, 1114, 1116.
 van Gehuchten 407, 411, 412, 416, 481, 979, 992, 1006, 1088, 1041, 1053, 1070, 1078, 1081, 1092 —1094, 1099, 1102.
 Gentes 39, 40, 87, 152, 153.
 Gérard 723.
 Gerasimow, J. J. 787, 932.
 Gerhardt 692.
 Gerbach 700.
 Germer, C. 5, 7, 9, 17.
 Gerota 876, 878.
 Ghigi, A. 519.
 Giacomini, E. 87, 93, 126 —128, 192, 200, 202, 205.
 Gianelli, L. 87, 93, 127, 130, 152, 188.
 Giannuzzi 139.
 Giard, A. 519, 550, 572 —574, 787, 788, 818, 862, 872.
 Giardina 712, 722, 728, 735, 740—746, 766, 769, 778, 774, 776, 781, 782, 788, 819.
 Gilis, P. 37, 40, 53, 57.
 Gilson 500.
 Giraldès 623.
 Giuffrida-Ruggeri, V. 332.
 Glaessner, K. 87.
 Gliniski, L. K. 87, 88, 659.
 Gmelin 119.
 Gnatkewicz 606.
 Gobi, Ch. 584.
 Godelmann, R. 519, 549, 550, 572, 573, 788, 835.
 Godlewsky, E. 438, 508, 512, 513, 788, 847, 848.
 Goebel, K. 788, 808, 832, 837, 914, 919.
 Goerke 624.
 Göppert, E. 49, 192, 196, 215 —219, 271, 332, 351.
 v. Gössnitz, W. 40, 58, 59, 61, 269.
 Goette, A. 192, 206—208, 240, 519, 578, 580, 799, 941, 979, 1016.
 Goffe, J. K. 1114.
 Goldschmidt 712, 721, 722, 769.
 Golgi 173, 275, 278—286, 323—328, 409, 412, 413, 415, 416, 420, 421, 423, 431, 432, 434, 655, 992, 996, 1011, 1038, 1042, 1044, 1045, 1050, 1078, 1090.
 Gomin 692.
 Goniajew 659.
 Goronowitsch, N. 979, 1005, 1011, 1012, 1018, 1019, 1023—1025, 1029, 1032, 1063, 1041, 1051, 1069, 1078.
 Gorré 695.
 Gottowski 646.
 Graefe 235, 337, 353, 362.
 Grassi 407, 409, 410, 413, 416.
 Greef, R. 332, 870.
 Green, H. A. 979.
 Griffon 87.
 Grigorjanz, K. 593, 594.
 Gråberg 119.
 Grönberg 979.
 Grönroos, A. 711.
 Gross 711, 754, 772.
 Grosser, O. 332, 403.
 Gruber 75, 523, 568, 616, 695.
 Grunert, K. 332, 376.
 Günther, K. 1114, 1162, 1168, 1172.
 Guinard 644, 645.
 Gurwitsch 849.
- H.
 Haacke 925.
 Haberer, H. 37, 519.
 Haberlandt 886, 900, 933.
 Haecke 942.
 Häckel 215, 779.
 Häcker, 710, 711, 713, 729 —734, 743, 744, 752, 756, 759, 768, 771, 773, 774, 778, 779.
 Haecker, V. 788, 819.
 Hahn, F. 600, 605.
 Haller, B. 332, 352, 353, 969, 979, 1012, 1024, 1025, 1029, 1037—1039, 1041, 1044, 1065, 1068, 1078, 1085.
 Hallet 68.
 Hallez, P. 788.
 Halkin 712, 720—722, 769.
 Hammar, J. A. 88, 117, 192, 788, 853.
 Hamy, E. T. 40.
 Hansell, H. F. 332.
 v. Hansemann, D. 100, 161, 668, 788, 903.
 Harder 336.
 D'Hardiviller 226.
 Hargitt, Ch. W. 788, 904.
 Hári, P. 88.
 Harman, N. B. 37, 332, 330.
 Harrison 229, 231, 236, 238, 519, 578, 979, 1033.
 Hartmann 719, 736, 769, 781.
 Hasse, C. 40, 78, 192, 613.
 Hasselmeyer 597.
 Hassenstein 649.
 Hatschek 527.
 Hauptmann, 633.
 Hazen, A. P. 788, 836, 837, 838, 890, 904.
 Hefferan, Mary. 519, 788, 827, 833.
 Hegler 900.
 Heidenhain 33, 93, 173, 176, 177, 275, 304, 313, 314, 614, 625, 665—667, 759, 760, 867.
 Heidenhain, R. 137, 138.

Heider, K. 438, 441, 500,
788, 789, 802.
Heincke, F. 788, 924.
Heinz, R. 88, 179, 188, 184.
Held 212, 218.
Helly, K. 88.
Henckel, Fr. 259, 260.
Henle, J. 15, 62, 63, 220,
226, 267, 270, 623, 1114,
1144, 1150, 1154, 1166,
1168.
Henneberg, B. 522, 578.
Henke 882.
Henking 503, 507.
Hennig 700.
Hepburn 68.
Herbst, Curt, 519, 522,
527—529, 549, 558, 572,
573, 788, 789, 802—804,
807, 825, 826, 835, 837,
848—859, 861—864, 886,
888, 891—895, 899, 902,
906, 920.
Herlitzka, A. 519, 529—
531, 561, 568, 789, 813,
814, 928, 933.
Hermann, 10, 119, 438,
443, 459—464, 466, 480,
481.
Hertel, E. 332, 375, 402,
406, 441, 529—531, 562,
563, 615, 668, 691.
Hertwig, O. 749, 756, 789,
801, 805, 849, 938, 941,
944.
Hertwig, B. 519, 711, 712,
716, 719, 739, 746, 760,
773, 776—788.
Herrik 711, 979, 980, 1003,
1007, 1012, 1021, 1023,
1031, 1035, 1039, 1041.
Herrick, C. L. 980, 1002,
1005, 1107.
Herzheimer, G. 192.
Herzog, H. 228, 231, 273.
Herzog, M. 88, 163.
Hess 375.
Hesselbach 57.
van Heukelom 668.
Heuss, E. 88.
Heymans 980, 995.
Heymons 785.

Heyse, H. 192.
Hilaire, K. St. 584, 587,
588, 590, 591, 614, 615,
661, 670.
Hildebrand 607, 837, 1181.
Hill, Ch. 987, 1011.
Hirschfeldt, L. 608.
His, W., 54, 66, 104, 118,
218, 226, 229, 332, 352,
408, 420, 423—431, 519,
569, 575, 702, 789, 948,
959, 980, 991, 1114, 1127.
Hočevár, M. 332, 336.
Hoenes, K. 249.
Hofer 526, 568.
Hofmann, Max 41, 53—55,
57, 631, 633.
Hoffmann 114, 354, 355.
Hoffmann, R. W. 836.
Hofmeister, Fr. 275, 308,
712, 754, 789, 876.
Holl 63, 113, 710, 714, 764
—766, 769, 1113, 1114,
1126, 1132, 1139, 1141,
1157.
Holm, J. F. 980.
Holmes 41, 789, 820, 1114.
Holmgren, E. 88, 185, 186,
274—276, 278, 280—285,
287, 288, 290—292, 294
—312, 314—329, 667, 712,
767.
Holt, E. W. L. 980.
Honoré, Ch. 946, 948—951,
955—957, 960, 966, 969,
970.
Horton-Smith, R. G. 980.
Houser, G. L. 980, 1012,
1013, 1027—1029, 1041,
1050, 1053, 1070—1072,
1078, 1095, 1108, 1109.
Houston 1154, 1164, 1172.
Hopkin, J. 233.
Howard 332, 333.
Howell 864.
Huber, G. C. 93, 154, 333,
338, 339.
Hamburg, E. 599, 602—
604.
Hamburg, P. 599, 600, 604.
Hyršl 202, 613, 623, 1154.

I, J.

Jacobson 980, 1013.
Jackson, W. 980, 1019.
Jagodowski, K. P. 408, 414,
415, 981.
Jamieson, J. K. 41.
Janda, V. 789, 834, 835.
Janosik 688.
Janssens, F. A. 438, 471,
712, 778, 782.
Jarjavay 1162.
Jaschtschinski 608.
Jeliasejew 702.
Jelpatiewski, W. S. 594.
Jennings, H. S. 789, 883,
884.
Jensen 442, 452—454, 479,
480, 481, 483, 527.
v. Ihering 710, 747.
Iljin, J. D. 590, 593.
Iljinski 601, 605.
Imbert, A. 37, 81.
Impallomeni 88.
Ingenizky, A. W. 584, 606.
Joachimsthal 519.
Joest 885.
Johnson, R. H. 519.
Johnston, J. B. 973, 981,
1011, 1016, 1023—1025,
1028—1030, 1033—1040,
1045, 1048, 1050, 1051,
1053, 1069—1071, 1077,
1080, 1094, 1101, 1102,
1104.
Johnstone, J. 976.
Jordan, 710, 755, 761, 774.
Josifow, G. 600, 604, 605.
Jouvenel, F. 88.
Juge, M. 981, 1007.
Jung, Ph. 1114.
Jurasz, A. 41.
Jurinsky, T. 594.
Justow, N. L. 587, 648.
Juvara, E. 37.
Jwakawa 710, 755.
Jwanowsky, A. A. 333, 381.
Jwanzoff, N. 789, 872.

K.

Kaczynski, St. 37.
Kaestner 244, 262.

- Kahn, R. H. 192.
 Kaiserling, C. 5, 7, 9, 17.
 Kalischer, Otto 37, 61, 63, 65, 1114, 1120, 1128, 1129, 1131, 1142, 1144, 1148, 1149, 1153, 1157—1161, 1163.
 Kallius, E. 88, 93, 98, 102 —105, 114, 218, 219, 330, 333, 334, 337, 418, 519, 579, 580, 642, 981.
 Kantorowicz, L. 93, 139.
 Kappelkin, W. 594.
 Kapsammer 559.
 Karakasch, Nadine 594.
 Karusin, P. J. 589, 698.
 Kasahara 158.
 Kassowitz, M. 789, 803, 844.
 Kater, N. W. 41.
 Kathariner, L. 789, 804—806.
 Katsurada, F. 519, 575.
 Kelly, A. 789, 867.
 Kerr, J. G. 192, 208.
 King, Helen Dean 519, 532, 558, 712, 789, 827, 831, 835, 836, 874, 882, 883, 913, 933.
 Kingsbury, B. F. 981, 1011, 1013, 1019, 1023, 1027, 1033, 1099, 1107.
 Kingsley, J. S. 981, 1009.
 Kirby 559, 573, 893.
 Kirmisson, E. 88.
 Kitmanow, K. A. 587, 655, 659.
 Kitt 153.
 Klaatsch, H. 37, 38, 72, 73.
 Klatt, G. 789, 925.
 Klaus 729, 734.
 Klebs 608.
 Klebs, G. 789, 921, 933, 939.
 Klein 659.
 Klein, E. 408, 421, 422.
 Kleinenberg 541.
 Klinger, J. 584, 609.
 Klinkowström 693, 711, 724, 979.
 Knäsew 702.
 Knickmeyer 553.
 Knigin 597, 601.
 Knox 981, 1013.
 Knüchel 645.
 Kny, L. 789.
 Kobelt, G. L. 1114, 1147, 1154, 1164—1166, 1172.
 Kolzow, N. K. 588, 675.
 Kochs 692.
 v. Koelliker, A. 119, 126, 140, 179, 224, 226, 229, 237, 276, 282, 309, 333, 352, 353, 408, 409, 424, 425, 427, 428, 430, 431, 614, 623, 654, 659, 892, 959, 967, 981, 1013, 1078, 1079, 1081, 1102.
 Koeppen, M. 981, 1042, 1063, 1090.
 Köster, G. 333, 400, 401.
 Kohlbrugge, S. H. F. 60, 712, 764, 773.
 Kohlbrugge 1114, 1126, 1132, 1136.
 Kohn, A. 93, 149, 150.
 Koller 690.
 Kollmann 262, 613, 697, 1114, 1126, 1128, 1181, 1132.
 Kolossow 333, 898, 897.
 Kolster, Rud. 41, 69, 70, 276, 296, 297, 299, 981.
 Kondakow, N. 600, 605.
 Kopsch, Fr. 71, 568, 670, 789, 803, 818, 825, 946, 961, 969.
 v. Korff, K. 433, 454, 479, 480, 493, 495, 508, 509, 510—513.
 Koritari 597.
 Korolkow 172.
 Korschelt, E. 433, 441, 500, 711, 724, 728, 735, 744, 747, 789, 802, 886.
 Korschenewski 608.
 Korschinsky, S. J. 584, 609.
 Kosel 11.
 Koslowskj, J. J. 587, 657 —659.
 Kossel 614, 759, 760.
 Kossinski, S. J. 608.
 Kowalew, W. 599, 602.
 Kowalewsky, A. O. 584, 609, 659.
 Krajewski 608.
 Kranenburg, W. R. H. 88.
 Krassuskaja, A. 584, 613.
 Krause, C. 623, 652, 981, 1065, 1072.
 Krause, R. 88, 315, 397, Krause, W. 392, 1130.
 Kreis, O. 947, 962, 963.
 Kroeber, J. 789, 836.
 Krogius, A. 589.
 Kromayer 563.
 Krompecher 608.
 Krontahl, P. 276, 297.
 Krüger 583.
 Krüger, F. 589, 590.
 Krumbein 88.
 Ksunin, P. 586, 637, 641 —643.
 Kuczynski, A. 88.
 Kühn, A. 230.
 Kühne 236, 237.
 Kückenthal 615.
 Küster, E. 789, 900.
 Küttner 210.
 Kunze 117.
 v. Kupfer 125, 180, 184, 267, 749, 981, 995, 987, 1003.
 Kulagin, N. M. 585, 621.
 Kuljábko, A. A. 591.
 Kuse 519, 579.
 Kusmin 559.
 Kusteiner 668.

L

- Labbé, A. 789.
 Lafite-Dupont 333, 391.
 Laguesse 88, 89, 93, 127, 130, 131, 133—137, 139, 140, 143, 144, 148, 151, 153, 192, 225, 226.
 Lamarck 554.
 Lamb, A. B. 333.
 Lambl 601.
 Lamont 68.
 Landolt, H. 333, 400, 401.
 Lange 712, 775.
 Lange, E. 93, 115.
 Langendorff, O. 333, 371, 374.
 Langer 1114, 1116, 1127, 1141, 1145, 1153.
 Langerhans 138—140, 639.

Lankester 208.
 Lartschneider, J. 1114, 1122,
 1126—1128, 1132, 1133,
 1139.
 Lau 577.
 Launay 713, 774.
 Launoy, L. 89.
 La Villa 659, 660.
 Lawdowski 657, 659.
 Lebedinsky 711, 724.
 Lebrun 711, 712, 715, 716,
 728, 757, 761—763.
 Lécaillon 712, 737, 738,
 747, 776.
 Ledouble, F. 38, 41, 68,
 333, 350, 351, 404—406.
 Lee 26.
 Lee, A. 654.
 Lee, Robert 38.
 Legouis 125, 126.
 Lelhöfel 606.
 Lemon 536, 789, 830.
 v. Lendenfeld, R. 790, 890.
 v. Lenhossék 408, 423, 434,
 435, 438, 459, 479—483,
 490, 492, 653, 666, 667,
 982.
 Lenoir, Olivier 41.
 Lenssen 711, 729.
 Lenzi, L. 192, 224, 225.
 Léonard, de Vinci 89, 167.
 Leonard 167.
 Leonow, J. 599, 602.
 v. Leonowa 254, 255.
 Leontowitsch, A. 586.
 Lesbre, F. X. 41, 645.
 Leshaft, P. 583, 584, 585,
 589, 611, 618, 619.
 Lesshaft, P. 1114, 1141,
 1153, 1156—1158, 1160,
 1162—1164, 1168, 1173.
 Létéviant 556.
 Leuckart 378, 379.
 Levinsohn, G. 333, 383,
 374.
 Levi, G. 38.
 Lewis, W. H. 41, 790, 847,
 854.
 Lewaschew 153, 158.
 Lewis, W. H. 228, 250, 254,
 264—267.
 Leydig 114, 200, 201, 214,

302, 408, 418—421, 425,
 609, 710, 778, 982, 992,
 1013.
 Liebig 622.
 Lientaud 1154.
 Lilienfeld 11, 89.
 Lillie, F. R. 790, 814, 817,
 831, 858, 864, 869, 871,
 896, 897, 928, 966.
 Lindemann, E. E. 584, 590,
 611.
 Lindner 701.
 Linko, A. K. 590, 592, 593.
 Linser 225.
 Livini, F. 94, 170, 187, 192,
 193, 224.
 Locy, Wm. A. 982, 1010.
 Loeb 529.
 Loeb, Jacques 520, 790, 815
 — 818, 826, 846—849, 851,
 854, 855, 858—864, 872,
 876, 880, 890, 896, 903,
 943.
 Loeb, L. 520, 561.
 Lönnberg 710.
 Loewenthal 710, 765, 774.
 Loisel, G. 438, 451, 476,
 477.
 Lor 887.
 Lorenzini 188, 993.
 Löwenthal 333, 334, 389
 — 391.
 Löwitt 655.
 Loyez 712, 764.
 Lubarsch, O. 520, 561—563,
 575.
 Lubosch, W. 709, 712, 716,
 769, 771.
 Lüthe, M. 520.
 Lugaro, E. 276, 297, 305,
 309.
 Lukin, M. 599, 601.
 Lukjanow, S. M. 438, 481,
 710, 774.
 Lundborg, H. 982, 1082.
 Luschka 58, 65, 187, 609,
 623, 1130, 1148, 1149,
 1153, 1159.
 Lutier, A. 787, 905.
 Lutz, A. 334, 386, 388, 389,
 392.

Lyon, E. P. 790, 854, 927.
 Lwow 627, 690.

M.

Maas, O. 125, 711, 718,
 790, 816.
 Mac Callum, J. B. 89,
 Macarney, D. 89.
 Mach 799.
 Malbranc 68.
 Mall, F. B. 41, 89, 172,
 235.
 Malme, G. O. 982.
 Manasse, P. 520, 556.
 Manjkowski, A. F. 89.
 Mankowski, A. 89, 155—157.
 Mankowsky, A. J. 585, 620.
 Marchand, F. 182, 520, 523,
 561, 574, 667.
 Marchi 1065, 1066.
 Mariau, A. 41.
 Markowski 116.
 Martin, P. 334, 352, 353,
 411, 947, 1053, 1102, 1114,
 1171, 1172.
 Martinotti 1097.
 Marshall 423, 480, 947, 948,
 958—960, 965, 966, 969,
 970.
 Massari 127.
 Massart, J. 790, 832, 886.
 Mathews, A. 94, 140, 141.
 Maurel, E. 520.
 Maurer, F. 88, 60, 206,
 208, 241—243, 263, 520,
 578, 775.
 Maximow, A. 439, 498, 499.
 May 236, 253, 257, 258,
 267.
 Mayer, F. 982, 1065, 1061,
 1090, 1107.
 Mayer, P. 26, 654.
 Mayr, J. 94, 153.
 Maysen, P. 982, 1005, 1011,
 1012, 1015, 1016, 1019,
 1023, 1031—1033, 1042,
 1051, 1063, 1078.
 Maziarski, St. 89, 193, 222,
 223, 226.
 Mc Clure, C. F. W. 38.

Mc Clung, C. E. 439, 506—508.
 Mc Gregor, J. H. 439, 445, 466—470, 982.
 Mead, A. D. 790, 815, 864, 871.
 Meckel 74.
 Meder 182.
 Mehnert, E. 193, 214.
 Meibom 400.
 Meinshausen, K. Fr. 584.
 Melnikow-Raswedenkow, N. 89, 169, 588.
 Mendel 925.
 Menzer 961, 969.
 v. Mering 159.
 Merkel, Fr. 89, 224, 232, 334, 337, 408, 424, 638, 641, 982, 1013, 1015, 1016, 1117, 1118, 1127, 1153—1155, 1159.
 Metalnikow, S. 584, 591.
 Metzner, R. 89.
 Meves, Fr. 437, 439, 483, 492, 506, 711, 756, 771, 778.
 Meyer, Ed. 591.
 Meyer, Joh. Aug. 520, 577.
 Meynert 1069, 1074.
 Michaëlis 144.
 Michailow, L. 592.
 Michel, A. 38, 81, 724, 728.
 Miessner 334, 336.
 v. Mihalcovics 408, 417, 419—421, 424.
 Miller 226.
 Miller, W. S. 982.
 Milnes-Marshall, A. 408, 428, 982, 1016.
 Milroy, Th. H. 711, 754, 772, 778.
 Minakow, Peter 586, 626, 633, 634, 643.
 Minckert, W. 982.
 Minkewitsch, R. 590, 591, 598.
 Minkowski 159.
 Mirto, D. 982.
 Mischer, 11.
 Mitchell, P. Ch. 89, 572.
 Mitchell, J. C. 977.

Mitrophanow, P. J. 588, 589, 683, 686, 690, 790, 847, 982.
 Möller, Jörgen 193, 220.
 Mollier 79, 80, 232.
 Mondino 168.
 Montgomery, Thos. H. 439, 507, 508.
 Monti, Rina 172, 520, 558, 659, 790, 830, 896, 897, 914.
 Moore, 458, 462, 479, 492, 791, 864.
 Morgagni 1154.
 Morgan, T. H. 520, 523, 527, 528, 533, 536, 537, 565, 566, 568—571, 573, 791, 799, 802, 805, 806, 818, 926, 930—932, 936, 937, 842, 844, 845, 849, 869, 870, 872, 874, 878, 882, 890, 896, 897, 905, 913—915, 925, 928—930, 932, 935, 936.
 Morosow, P. 600, 605.
 Morrill, A. D. 983.
 Morselli, A. 38.
 Moskowetin, A. P. 587.
 Moszkowski, M. 791, 804—806.
 Mouret 140, 143, 144.
 Mudge, G. P. 38.
 Mühlmann, M. 520, 577.
 Mühlmann, M. S. 585, 587, 622, 654.
 Müller 750.
 Müller, E. 659, 668, 692.
 Müller, Erick 189.
 Müller, Fr. 1114, 1169.
 Müller, J. 206, 1163, 1168, 1171—1173.
 Müller, H. 983, 1013.
 Münzer 1079.
 Murie 220.
 Muscatello 559.
 Muskat, G. 38.
 Muschketow, J. W. 584.
 Myers, B. D. 983.

N.

Nakagawa 983.
 Nansen, Fr. 276, 301, 302.
 Narath 226.
 Narranowitsch 601, 603.
 Nathansohn 819, 870.
 Nattan-Larrier, L. 94, 171.
 Naunyn 160.
 Nauwerk 181, 182, 183, 815.
 Neal 344, 352.
 Neal, H. V. 983.
 Nedelsky, W. F. 588, 667.
 Nedzwiedski, W. 587, 661.
 Negri, A. 276, 285, 310, 326—328.
 Nelis, Ch. 276, 288, 290, 292, 299, 306.
 Nemilow, A. 587, 588, 656, 665.
 Nestler, A. 791, 886.
 Neugebauer, Ludwig 606.
 Neumann, E. 193, 226, 791, 896, 894.
 Neumayer, L. 983, 1064, 1069.
 Neuville, H. 89.
 Nichols, Luise 439, 500.
 Nicolas 193, 218, 214, 222, 223.
 Niemack, J. 983.
 Nieasing 173.
 Niessing, C. 439, 479, 492.
 Nikolaides, R. 89, 145, 146.
 Nikolakj 644, 645.
 Nikolaky, A. M. 594.
 Nissal 374.
 Nitze 750.
 Noeske 225.
 Noll, A. 334, 393—395, 397.
 Noll, F. 520, 525, 526, 792, 869, 883—890, 896, 909—911.
 Nordhausen, M. 792, 889.
 Norria, H. W. 983.
 Nothnagel 160.
 Nusbaum, J. 116, 439, 506, 511—513, 521, 540, 792.
 Nussbaum, M. 69, 223, 233—235, 334, 349, 390, 521, 525, 566, 568, 576, 621, 622.

O.

Obersteiner 651.
 Obolenski 681.
 Obst 712, 736, 737, 747, 748.
 Oderfeld, H. 521.
 Oesterlen 631, 633.
 Ogata 143.
 Olivetti 87.
 Ollier 559.
 Ombrédanne, L. 90.
 Onodi, A. 193.
 Onuf 1069.
 Opie, E. L. 94, 158—162.
 Oppel, Albert 85, 94, 96,
 97, 105—109, 116, 119,
 122, 124, 134, 150, 151,
 157, 167, 170, 181, 183,
 191, 202, 621.
 Orlandi, S. 90.
 Orth, J. 521, 563, 579, 580.
 Orru, E. 90, 136.
 Osborn, H. F. 983, 1018,
 1019, 1023, 1062, 1041
 —1043, 1063, 1078, 1090,
 1107.
 Ostroumow, P. M. 586, 633,
 642.
 Ostwald, W. 792, 876, 890.
 Ottolenghi, D. 90, 138.
 Overlach 688.
 Owjannikow, Th. W. 591.
 Oyarzun 983, 1096.

P.

Pagano, G. 334.
 Paira-Mall, L. 137.
 Paladino, G. 946, 947, 964,
 967.
 Pantjuchow, J. J. 589, 695.
 Parhon, C. 38.
 Parke, H. H. 792, 833.
 Parker 897.
 Parsons, F. G. 39, 41, 72.
 Paterson, A. M. 38, 1114,
 1123, 1182, 1152.
 Paulcke 712, 735, 744—747,
 776.
 Paulet 1147.
 Paulmier, F. C. 439, 502,
 506, 507.

Paulsen 623.
 Pawlowa, Marie 594.
 Pearl 884.
 Peabody, J. E. 983.
 Pedaschenko, D. D. 590.
 Peebles 569, 792, 827, 831,
 836, 846, 874, 890, 904,
 966.
 Pensa, A. 90, 276, 286, 826.
 Penzoldt 230.
 Perondi, G. 90.
 Perrier 544.
 Perrin 245.
 Peter, Karl 521, 578.
 Peters, A. 334, 388.
 Pfaff 631.
 Pfeffer, W. 792, 806, 819,
 844, 870, 888, 899, 910,
 921, 929, 945.
 Pfitzner 879, 402, 663.
 Pfäuger, E. 90, 138, 139, 564.
 Philippeaux 836, 913.
 Piana 574.
 Pianese 663.
 Piccoli, J. 521.
 Piltz, J. 334.
 Pilzitzky 606.
 Pinkus, F. 983, 1006, 1010,
 1018, 1020, 1063, 1035.
 Piper, Hans 90, 124, 136.
 Pitra, A. 584, 595, 598.
 Pjätznitzky 702.
 Platner 710, 747.
 Platt, J. B. 334, 354, 983,
 1010.
 Placzek 80.
 Plehn, Marianne 193, 200,
 203, 205.
 Plenck, J. J. 596.
 v. Plessen 984, 1009, 1018.
 Plotnikow, W. 592.
 Poggi-Escot 521.
 Podwisotzky 106, 620.
 Poirier, P. 90, 153, 165,
 193, 214.
 Pollack, K. 521, 561, 563.
 Pollard, H. B. 984, 1006,
 1017, 1021.
 Ponfick 167.
 Ponjatowsky, Ant. 587, 651.
 Popesco, C. 38.
 Popow, A. A. 605.

Popow, M. A. 583, 584,
 595, 596, 600, 606—605.
 Popowsky, S. 1114, 1117,
 1120, 1023, 1130, 1136,
 1142, 1145—1149, 1153,
 1158, 1162, 1163.
 Poulton 110, 122.
 Prenant, A. 144, 226, 276,
 310, 510.
 Prentiss, C. W. 792.
 Preusse 711, 745.
 Price, G. C. 984.
 Prowazek, S. 439, 500, 506,
 508, 512, 513, 521, 526,
 527, 563, 792.
 Przibram, H. 521, 544, 549,
 551, 558, 570, 572, 792,
 833, 836, 913, 924.
 Pugnât, Ch. A. 276, 297,
 305, 309.
 Purpura, F. 521.
 Putschkowski, S. 94, 116,
 117.

Q.

de Querwain, F. 90.

R.

Rabes, Otto, 521, 542, 712,
 740, 776, 777, 792, 837,
 885, 904, 906.
 Rabinowicz, 984, 1009, 1018.
 Rabl, C. 334, 352, 353, 355,
 574, 576, 791, 924, 928.
 Rabl, H. 946, 962, 963.
 Rabl-Rückhard, H. 984,
 991, 1063, 1069, 1090.
 Rachmanow, A. W. 587,
 654.
 Rád, E. 792, 926.
 Ramon, P. 1078, 1081.
 Ramsey, E. 964.
 Rand, H. W. 792, 830—
 832, 874, 933.
 Randolph, R. L. 521, 536,
 915.
 Ranke, K. 72.
 Ranvier 119, 641, 647, 659,
 662.
 Rathke 206.

Rattbun 572.
 Rauber, A. 521, 524, 566,
 567, 613, 701, 1114, 1116,
 1128.
 Raud 532.
 Rawitz, B. 115, 440, 443,
 460, 461, 792, 850, 872.
 Raybaud, A. 38.
 Regaud, Cl. 440, 492, 493,
 498.
 Régnauld, F. 41.
 Reichel 114.
 Reichert 237.
 Reinach 702.
 Reinke, Fr. 521, 523, 557.
 575, 792, 802.
 Reinke, J. 792, 803.
 Reinhardt, E. 41, 71.
 Reissner 1065, 1068, 1071,
 1072, 1074—1076.
 Remak 230, 659.
 Renaut 119, 153, 202, 311.
 Retzius, G. 276, 281—285,
 320—324, 326, 327, 407,
 408, 412—416, 420, 421,
 431, 434, 435, 442, 444,
 445, 456, 659, 710, 767,
 984, 998.
 Reuter, Karl 244, 259, 260.
 Rex, H. 38, 45, 271, 334,
 340—343.
 Rhumbler, L. 793, 828, 829,
 839, 865—867, 869, 885,
 886, 943.
 Rjäshew, A. 539, 694.
 Ribbert, H. 90, 561, 563,
 575, 903, 905, 938.
 Richard 549.
 Ricketts, B. 90.
 Ridewood, W. G. 193, 212,
 334, 330.
 Riess 202.
 Riggerbach, Em. 521, 551.
 Ringberg 633.
 Ringer 856.
 Ritter 748.
 Ritter, W. E. 793, 831, 836,
 984.
 Roberts, F. T.
 Robin 226.
 Robinson, A. 38.
 Rocher 38.

Rochon-Duvigneaud 334,
 403.
 Rösig, A. 521, 552, 553,
 573, 793, 899.
 Rohde, E. 276, 301, 302,
 906.
 Rohon, J. V. 987.
 Rolinski 607.
 Rollet 621.
 Romano, A. 984.
 Romiti, G. 38.
 Baron Rosen, O. W. 593.
 Rosenberg 578, 616, 694.
 Rosenthal 202.
 Rosenvinge 887.
 Rossikow, K. N. 644, 645.
 Rostafinsky 818.
 v. Rosthorn, A. 1115.
 Rouvière, H. 38.
 Rubin, R. 256, 558—560,
 573.
 Rudnew, W. 588, 605, 663.
 Rückert, Pr. 710, 714—716,
 719, 720, 729, 732—734,
 741, 752, 756, 759, 761,
 763, 764, 768, 771, 773.
 Rueff, Jacob 695, 696.
 Ruge, G. 61, 78, 90, 165,
 166, 240, 984, 1115, 1139.
 Rouget 257.
 Rouvière, H. 334.
 Roux 176, 522, 523, 530,
 531, 553, 562, 564—566,
 568, 742, 793, 801, 803
 —806, 819, 839, 866, 885,
 887, 901, 904.
 Russo 544.
 Rutherford 181, 316.

S.

Sabattini 856.
 Sabourin 90, 170, 171.
 Sachs, C. 372, 393, 929.
 Saemisch 235, 337, 353, 362.
 Sanger, A. 335.
 Sainati, L. 38.
 Saint-Hilaire, C. 90.
 Saitzew, Ph. 590.
 Sala, Claudio 139, 163, 527,
 985, 1064, 1070, 1076.

Salomonson, J. K. A. W.
 522.
 Saltykow, Anna 91.
 Saltykow, S. 522, 561, 793,
 905.
 Salvi G. 38, 74, 75, 193.
 Samuel 559.
 Sanders, A. 985.
 Santorini, J. D. 1115, 1131,
 1147, 1156, 1162—1164,
 1173.
 Sappey 180, 220, 623, 985,
 1015.
 Sarasin, F. 985.
 Sarasin, P. 985.
 Sargent, P. 985, 1065, 1068,
 1071.
 Sata, A. 91, 145, 146.
 Sauerbeck, E. 985, 1044,
 1064.
 Saunders, E. R. 785, 925.
 Savas 145.
 Savi, P. 985, 993, 1013.
 Saviarda 695.
 Saviotti 139.
 Schäfer 316.
 Schäfer, E. A. 91, 180, 181.
 Schaffer 118, 119.
 Schaper, A. 228, 253—255,
 559, 713, 776, 777, 793,
 868, 894, 904, 906, 985,
 1024, 1042, 1048.
 Schauinsland 690, 692.
 Schaumberg, A. 193, 227.
 Schede 230.
 Scheier, M. 193, 220, 221.
 Schestopal, J. A. 590.
 Schiefferdecker 141, 408,
 623, 662.
 Schikora 750.
 Schimkewitsch 575, 586,
 588, 589, 590, 593, 644,
 646, 669, 671, 692, 704,
 793, 819, 849, 850, 864.
 Schirmer 370.
 Schmaus 94, 176, 785, 867.
 Schmitt, F. 793, 817.
 Schmidt, M. B. 91, 161
 —163, 170, 193, 220, 226.
 Schmidt, V. 578.
 Schockaert 712, 723, 773.
 Schomburg, Hans 38, 76.

- Schoute, J. 334.
 Schönmemann, A. 193.
 Schoenfeld, H. 440, 454, 490, 491.
 Schottelius 221.
 Schuberg 865.
 Schultz, E. 793, 830, 837, 913.
 Schultz, Eugen 522, 540, 592.
 Schultze 755.
 Schultze, L. 793, 408, 416, 423, 425—427, 985, 1013.
 Schultze, O. 793, 794, 804, 805, 814, 847.
 Schulz, E. A. 592.
 Schulze, F. E. 200, 985, 1014.
 Schulze, W. 94, 129, 154, 155, 157, 160.
 Schumljanski 596.
 Schwalbe, G. 70, 141, 184, 240, 335, 854.
 Schweier, A. W. 591, 592.
 Schwendener, S. 794, 866, 900.
 Scott, W. B. 987.
 Seeliger 925.
 Seitz 1172.
 Selenka 710, 722, 723, 732, 778.
 Sellheim, H. 1115, 1123, 1140, 1146, 1149.
 Sérégé 91.
 Sernow, D. 589, 700—703.
 Sernow, S. A. 591.
 Sewertsoff 45.
 Seydel 418.
 Shearer, C. 985.
 Shepherd 68.
 Sherrington, C. S. 335, 339, 334.
 Shoemaker 985.
 Shore, Th. W. 985.
 Sibirjakow, J. M. 584, 611, 612.
 Sidoriak, S. 792.
 Siegesbeck 668.
 Silex, P. 335, 339.
 Simpson 181.
 Sjöbring 6, 14, 30, 276, 297, 300.
 Sjövall, E. 276, 297, 298, 300.
 Smirnow, A. 985, 276, 282, 284, 285, 298, 300, 305, 309, 323—325, 327, 435.
 Smirnow, A. J. 655, 659.
 Smirnow, N. 594, 637, 638.
 Smith, C. E. 985.
 Sobolow, L. W. 585.
 Sobotta, J. 91, 193, 222, 226, 522, 671, 711, 713, 750, 946.
 Sograt, N. J. 593.
 Solger, B. 143, 144, 986.
 Stammering 1130.
 Sonnenschein 633.
 Sorensen, A. D. 986.
 Souckhanoff, S. 276.
 Soulié 165, 171.
 Spemann, H. 522, 529, 530, 560, 563, 794, 803, 813, 824, 875, 881, 882, 892, 918.
 Spencer, B. 982, 1016.
 Sperino, G. 1115, 1123, 1131, 1142.
 Spitzer 335, 361.
 Spuler, A. 41, 218.
 Saatunin, K. A. 594.
 Saobolew, L. W. 91, 154, 155, 157—163.
 Szymonowicz 892.
 Stahl 888.
 Stahr, H. 91, 117, 120—123.
 Stanculeanu, G. 335.
 Standfuss, M. 794, 920, 921.
 Stangl, E. 91, 92, 140, 146—148, 153—161.
 Stannius, H. 986, 991, 992, 999, 1005, 1008, 1012, 1015, 1019, 1020, 1030, 1031, 1033—1035.
 Staschiz 607.
 Stauffacher 710, 747, 748.
 Steinbrück, H. 794, 925.
 Steinhaus 143, 184, 521.
 Steinhausen 41, 79.
 de Stella 986.
 Stempell, W. 794, 867.
 Stéphan 713, 755.
 Stephanin, T. 584, 613.
 Stern, J. 91.
 Stevens, N. M. 522, 536, 538, 794, 826, 830, 872.
 Stieda, L. 94, 165, 226, 583.
 Stilling, J. 335, 365.
 Stinzing 230.
 Stöckel, W. 947, 971.
 Stöhr 300, 397, 654, 663, 671.
 Stoianoff, D. U. 94, 188.
 Stoll 606.
 Stopnitzky, S. 589, 695, 696.
 Strahl 260.
 Strahl, H. 522, 578.
 Strahl 691.
 zur Strassen 527, 795, 814, 931, 932.
 Strasser 712.
 Strauss-Durekheim 1115, 1123.
 Stratz, C. H. 946, 947, 955, 956, 967, 969, 970.
 Streissler, E. 39, 49.
 van der Stricht 711, 713, 723, 724, 774, 947, 948, 951—957, 960, 961, 963, 964, 966, 969, 970, 980, 995.
 Stricker 200.
 Stroebe 182, 668.
 Strong, O. S. 986, 992, 1007—1010, 1012, 1018, 1023, 1032, 1036, 1110.
 Studnička, F. K. 276, 277, 282, 288, 290—292, 294—296, 298—301, 303, 305, 306, 320, 633, 936, 1078, 1090.
 Stuhlmann 710.
 Stummer 607.
 Sudler, M. T. 91, 136.
 Süßbach 91.
 Suzuki, B. 440, 443, 461, 462, 510.
 Swaen 672, 674.
 Swertsoff 844.
 Symington 218, 219, 1115.
 Szakall 335, 401.
 Szili, A. 229, 273, 335.
 Szczerwinska, W. 936.
 Szubinski, A. 91, 175, 181, 182.
 Szymonowicz 643.

T.

Taddei, D. 335.
 Tanfiljew 584, 609.
 Tanja 61.
 Tarnani, J. K. 589, 698.
 Tchacaloff, B. 91.
 Tellesnicsky, K. 3, 5.
 Tempel 522.
 Tentshoff, Ch. 42.
 Terentjew, A. Th. 594.
 Theile 189.
 Thöle 39, 81.
 Thompson, J. 1115, 1120, 1123, 1127, 1181, 1183, 1189, 1142, 1146, 1147, 1149, 1152, 1153, 1158, 1163.
 Thompson, P. 42, 57, 66.
 Tischutkin, N. 586, 647.
 Tittel, K. 91.
 Todd-Bowman 408, 425.
 Toepffer 621.
 Toldt 189, 1114, 1116, 1127, 1141, 1145, 1153, 1156.
 Tönniges 441, 500, 501, 713, 735, 737, 744, 774, 776.
 Tonkoff, W. 794, 814.
 Tornello, S. G. 92, 189.
 Tornier, G. 522, 549, 551, 552, 573, 574, 794, 835, 913, 919.
 Tourneux, F. 42.
 Torrey, H. B. 794, 832.
 Towle, Elizabeth W. 522, 556.
 Trambusti 668.
 Treadwell, A. 794, 817, 869.
 Tretjakow, D. 586, 592, 593, 638.
 Treves 87, 522.
 Treviranus 986, 1013.
 Tribondeau 94, 95, 136, 187, 713, 775.
 Trolard 39.
 Tschaganaksky, N. N. 585, 623.
 Tschassonikow, S. 585, 617.
 Tschassownikow, S. 91, 140, 141, 157.

Tschaussow, M. D. 584, 606.
 Tschaussow, W. 1115, 1158, 1161.
 Tschekersky 607.
 Tschernajew, W. 599, 601.
 Tschernyschew 653.
 Tschiriew 338.
 Tschugunow, S. M. 585, 616, 617.
 Turewitsch, J. G. 611.
 Turner, A. L. 193.

U.

Unna 624, 633, 644, 668.
 Ussow, S. 593.

V.

Valenti, G. 39.
 la Valette St. George 446, 447, 449, 459, 503, 504.
 Vanotti, L. 583, 595—597, 599, 601.
 Varaglia, S. 39, 50.
 Varaldi, L. 42.
 Veau, V. 40.
 Veraguth, O. 794, 892, 904, 906.
 Veratti, E. 277, 281, 286, 287, 323, 324, 326.
 Vernon, H. M. 794, 847, 925.
 Verworn 526, 568.
 Vetter, W. J. 92.
 Vigier, P. 92.
 Vignon, P. 92, 193.
 Villa Santa, G. 787, 905.
 Vincent et Barnes, Jacobs 625.
 Virchow, H. 522, 581.
 Virchow, R. 67, 226, 701—703.
 Vlacovich 1115, 1156, 1173.
 Vöchting 543, 570, 794, 832, 846, 889, 905, 910, 916.
 Voeltkow 692.
 Voigt, W. 536, 794, 830, 914.
 Voit, E. 145.

Völker 92.
 de Vries, H. 794, 895, 920, 924, 925.
 Vulpian 400.

W.

De Waele, H. 335.
 v. Wagner, F. 795, 834, 836, 837.
 Wagner, J. 601, 604.
 Wagner, W. A. 591, 593.
 Waldeyer 61, 62, 333, 440, 441, 442, 445, 453, 458, 627, 631, 633, 702, 947, 964, 1115, 1127, 1160, 1161, 1163.
 Wallenberg 288, 977, 1079.
 Walther 1162.
 Warschawski 646.
 Wasielewsky, W. 5, 26, 31, 32.
 Wasmann, E. 795, 924.
 Wassiljew 608.
 Weber 1131.
 Weber, A. 92.
 Weber, E. H. 892, 893.
 Weber, Max 902.
 Webster, G. W. 92.
 Welkoborski, W. 599, 602.
 Wendeler 947, 972.
 Wendelstadt, H. 522, 554, 555, 574, 795, 836, 913.
 Weichselbaum, A. 92, 158—161.
 Weidenreich, Fr. 277, 321, 322.
 Weigert 185, 225, 292, 301, 304, 336, 637, 1013, 1050, 1065.
 Weil, R. 335.
 Weinberg, R. L. 585, 617.
 Weismann 573, 716, 742, 744, 795, 803, 819, 942, 944.
 Weiss, G. 42.
 Wenediktow, A. 599, 601, 602.
 Westermann, C. W. J. 92.
 Westphal 369, 1079.
 Wetzel, G. 795.
 Werner 668.

Wiedemann 75.
 Wiedersheim, R. 87, 92,
 97, 126, 193, 206, 209,
 700, 703.
 Wiener 1079.
 Wiesner 889, 910.
 van Wijhe, J. W. 835, 852,
 679, 986, 996, 997, 1016.
 Wilbrand, H. 835.
 Wilcox, E. V. 440, 491.
 Wilder, H. H. 49, 987.
 Wilkomirski 599, 600, 603.
 Will 688, 690, 691, 785.
 Wilmart, L. 89.
 Willey, A. 987.
 Wilson, E. B. 795, 799,
 802, 815, 826, 849, 869,
 870, 872, 900.
 Wilson, H. V. 987.
 Wilson 1162, 1171.
 Windle, B. C. A. 39, 42, 72.
 Winiwarter 712, 743, 765
 —767, 769.

von Winkel 579, 580.
 Winkler, G. 795, 837.
 Winkler, Hans 522, 525,
 526, 531, 568, 795, 818,
 837, 866, 872, 875, 887,
 888, 899, 914, 919, 944.
 Winslow 1162.
 Wlassak 987, 1042.
 Wolf 607, 692.
 Wolff, Gustav 522, 523,
 557—560, 572, 575, 795,
 834, 890, 896, 918.
 Wolff, M. 92, 172, 173,
 194, 212, 218.
 Woltereck 711, 729, 730,
 776.
 Workman 335, 937, 1007.
 Worobjew, W. W. 587, 651.
 Wright, R. R. 987, 1015,
 1016, 1024.
 Wwedensky, Ant. 584, 613.

Z.

Zabel, E. 335, 403, 523.
 Zander, P. 92, 697.
 Zeleny, Ch. 795, 833.
 Ziegler 672, 673.
 Ziegler, Kurt 523, 531, 554,
 568, 574, 795, 806.
 Zieler, K. 95, 117—120.
 Zimmermann, K. W. 336,
 341, 393, 395.
 Zingerle, H. 795, 825, 898,
 904.
 Zoja 931, 932.
 Zwick 573.
 Zuckerkandl, E. 39, 42, 76,
 92, 117, 189, 194, 214,
 1115, 1124—1128, 1139
 —1142, 1144, 1145, 1149,
 1150, 1153, 1156, 1159.

Berichtigung

zu

H. Virchow, „Fächer, Zapfen, Leiste, Polster, Gefäße im Glaskörperraum von Wirbeltieren sowie damit in Verbindung stehende Fragen“ im vorjährigen Band“.

-
- | | | | | | |
|-----|------|------|-----|------------------|---|
| 1. | pag. | 727, | 10. | Zeile von unten: | eigene, statt egene. |
| 2. | „ | 729, | 2. | „ | oben: Pressung, statt Pressuug. |
| 3. | „ | 729, | 3. | „ | unten: den, statt der. |
| 4. | „ | 734, | 11. | „ | oben: umgestaltete, statt numgestaltete. |
| 5. | „ | 734, | 18. | „ | „ , hinter Konzentrationen. |
| 6. | „ | 742, | 4. | „ | „ , hinter erscheint. |
| 7. | „ | 746, | 10. | „ | „ vor Centralkanal. |
| 8. | „ | 746, | 10. | „ | „ „ hinter Centralkanal der. |
| 9. | „ | 748, | 2. | „ | unten: „ vor die Arteria. |
| 10. | „ | 749, | 8. | „ | oben: „ hinter lassen. |
| 11. | „ | 751, | 7. | „ | „ Eigenschaft, statt Eigenschaft. |
| 12. | „ | 751, | 19. | „ | „ ihres, statt seines. |
| 13. | „ | 752, | 10. | „ | unten: der hinter an. |
| 14. | „ | 753, | 2. | „ | oben: makroskopischen, statt mikroskopischen. |
| 15. | „ | 754, | 10. | „ | unten: „ hinter ein. |
| 16. | „ | 756, | 13. | „ | oben: Fischaugen, statt Fichaugen. |
| 17. | „ | 767, | 21. | „ | „ Abschnitt, statt Abschnitt. |
| 18. | „ | 769, | 6. | „ | „ frühen, statt frühem. |
| 19. | „ | 770, | 11. | „ | unten: adventitielles, statt adventitelles. |
| 20. | „ | 772, | 2. | „ | oben: kennten, statt trennten. |
| 21. | „ | 773, | 5. | „ | unten: sonderbaren, statt sonderbarer. |
| 22. | „ | 785, | 16. | „ | oben: „ hinter dieser. |
| 23. | „ | 789, | 16. | „ | „ dass, statt das. |
| 24. | „ | 801, | 16. | „ | „ ciliaris, statt ciliaris. |
| 25. | „ | 801, | 16. | „ | „ retinae, statt retina. |
| 26. | „ | 801, | 9. | „ | unten: erwähnte, statt eswähnte. |
| 27. | „ | 819, | 7. | „ | oben: länger, statt kürzer. |
| 28. | „ | 819, | 6. | „ | unten: Emu, statt Kasuars. |
| 29. | „ | 825, | 2. | „ | „ Anknüpfend, statt anknüpfend. |
| 30. | „ | 827, | 12. | „ | „ Gleichstellung, statt Gleichstellungen. |
| 31. | „ | 827, | 6. | „ | „ Huschke, statt Huschka. |
| 32. | „ | 834, | 2. | „ | „ Polster, statt Polsters. |
-

STORAGE			
GAYLORD			PRINTED IN U.S.A.

PRINTED IN U.S.A.